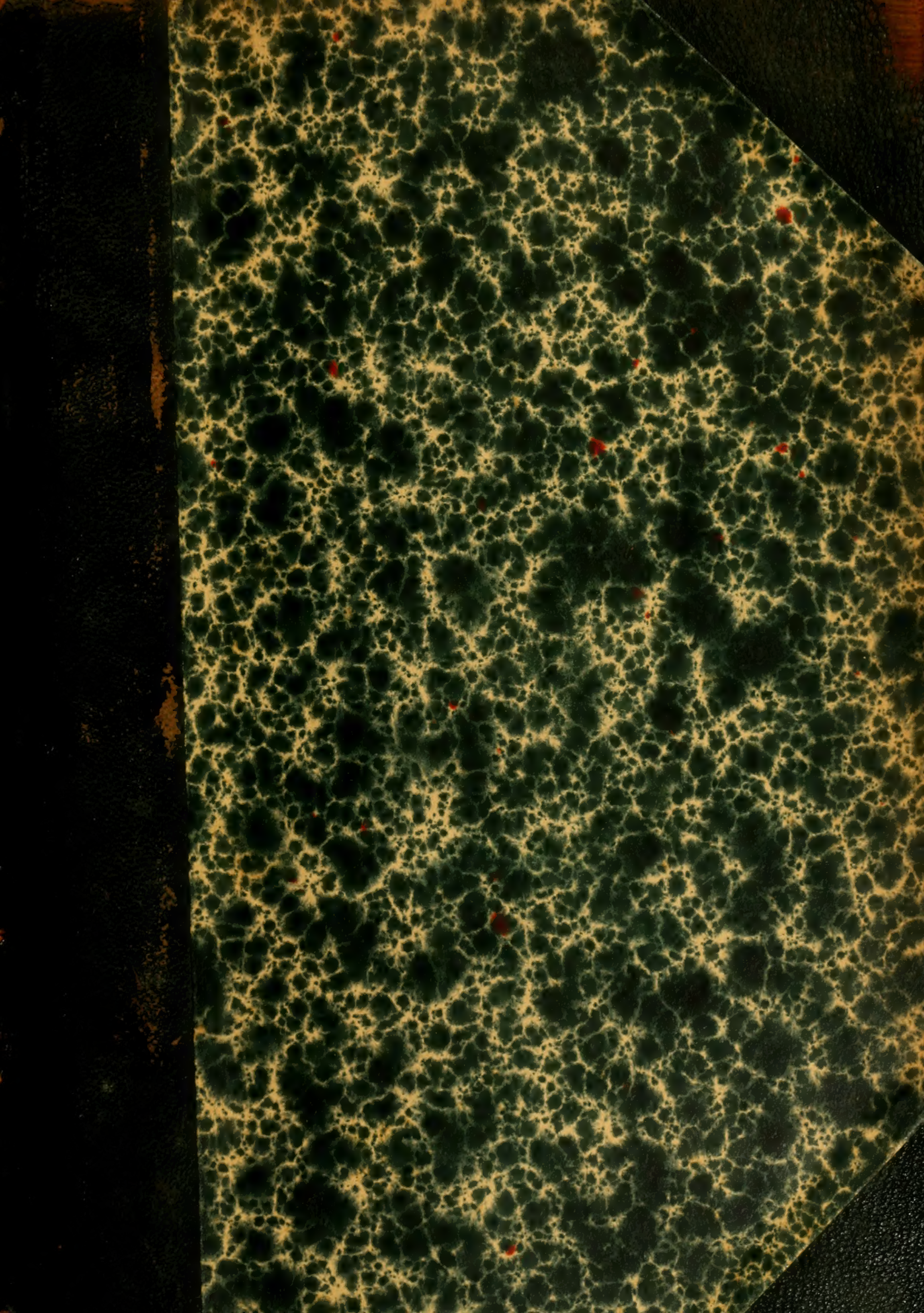
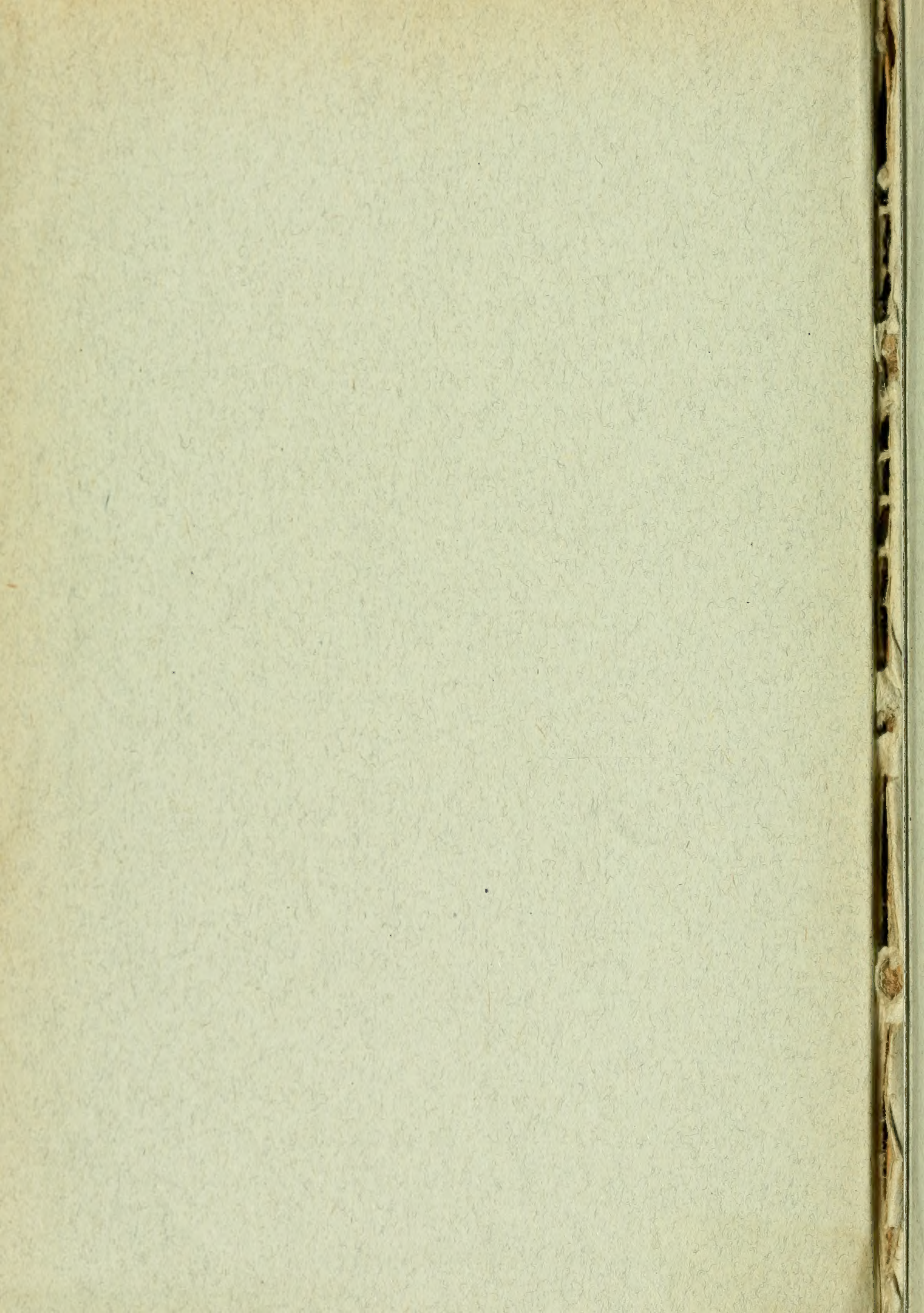
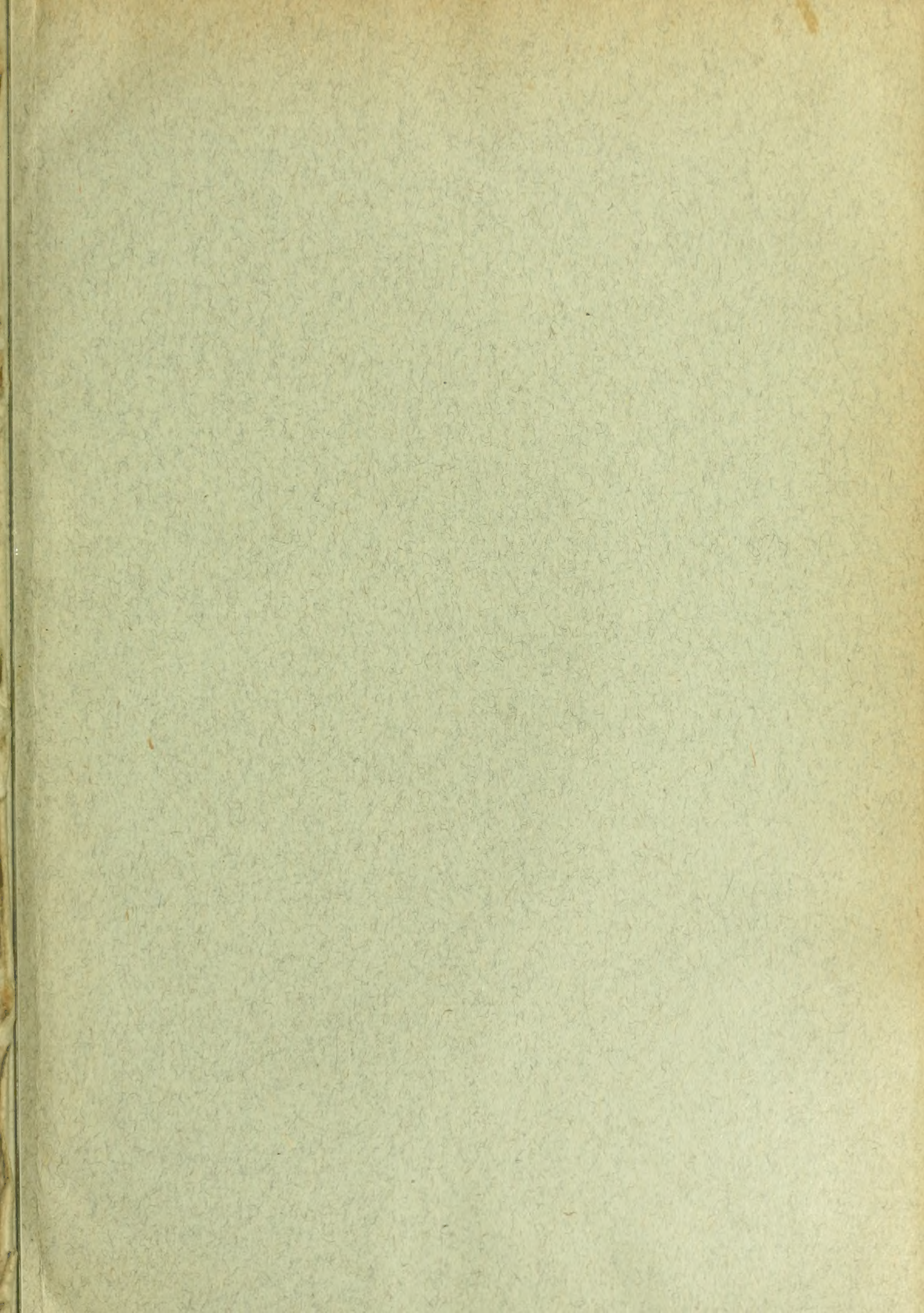
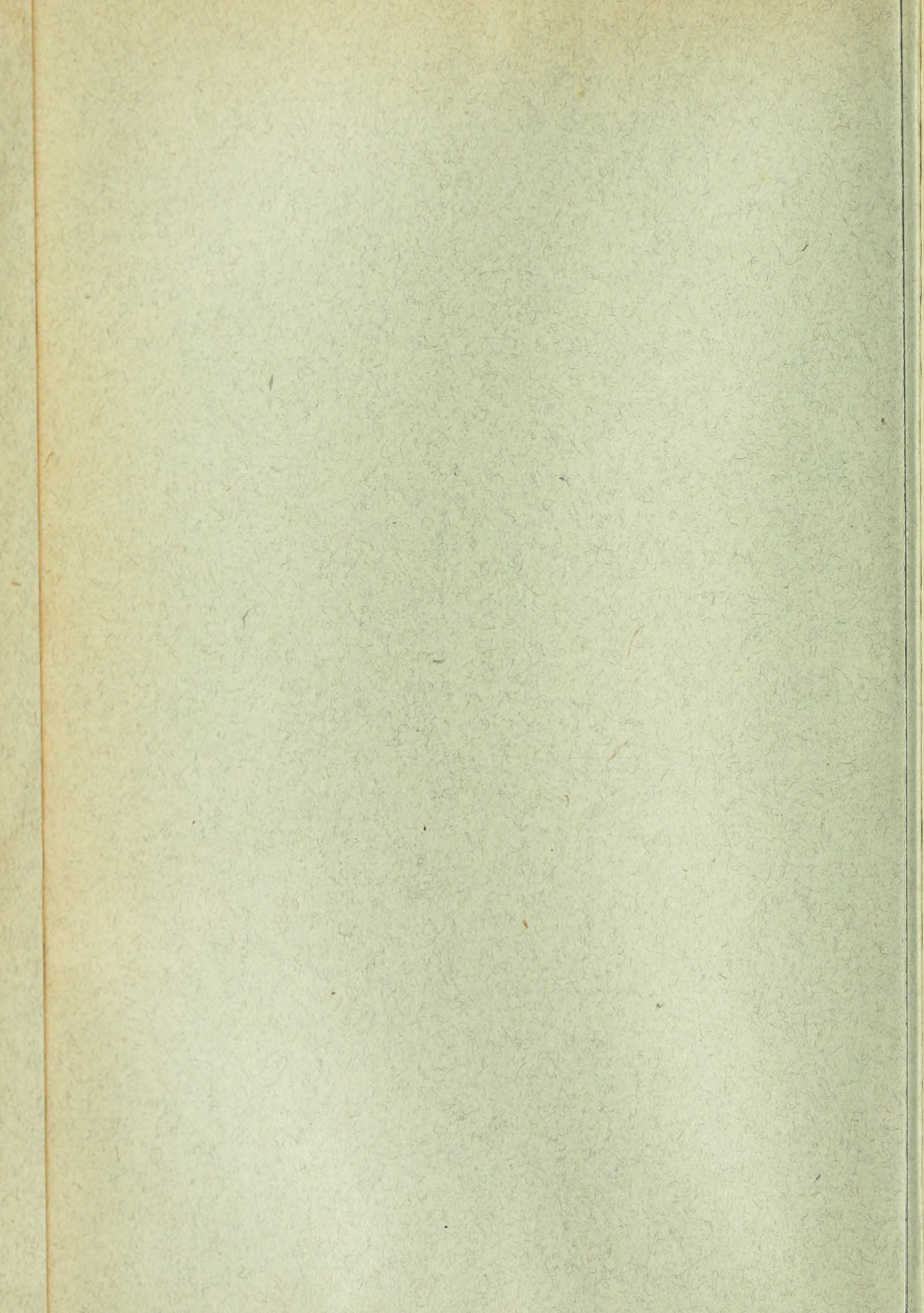
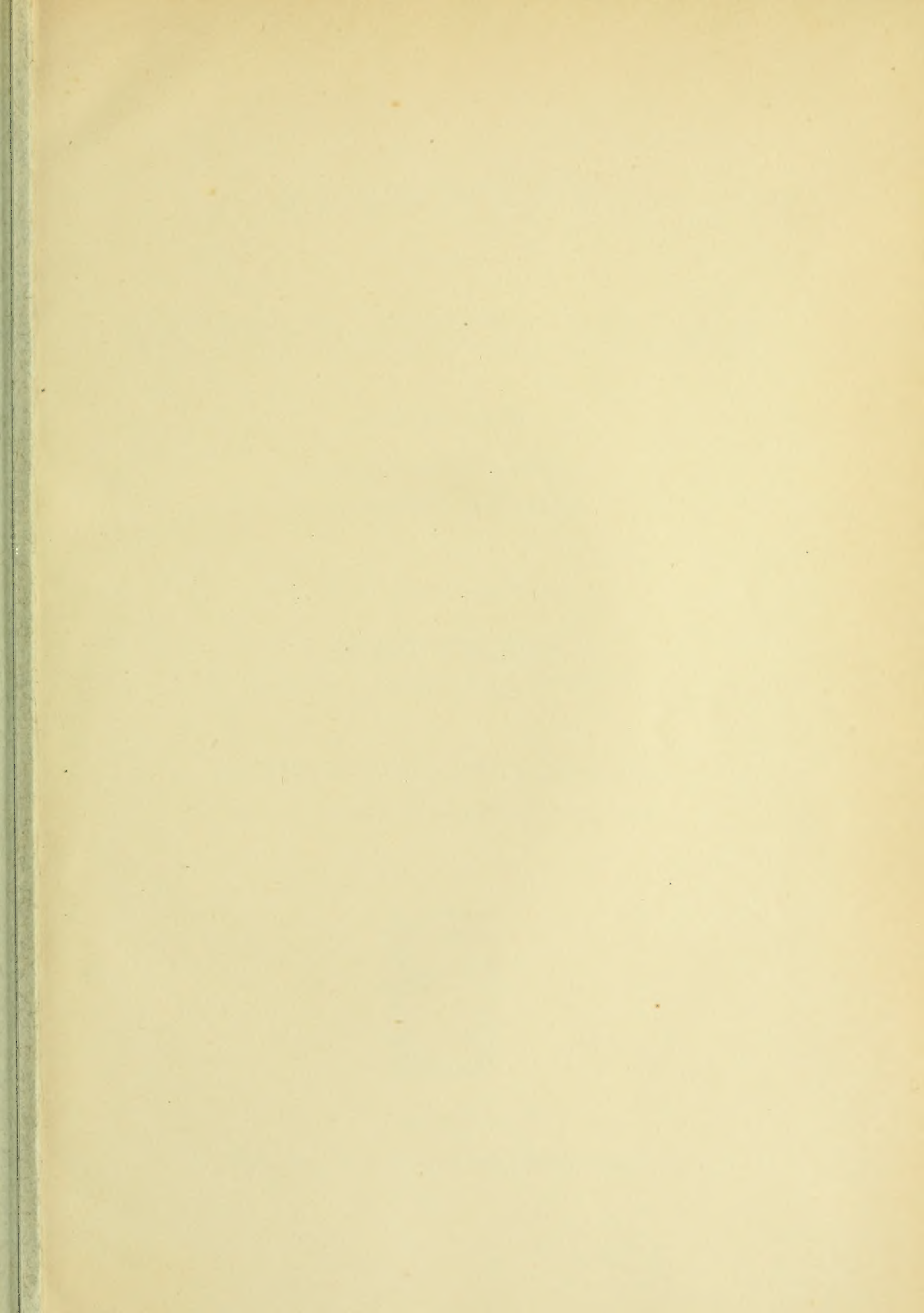
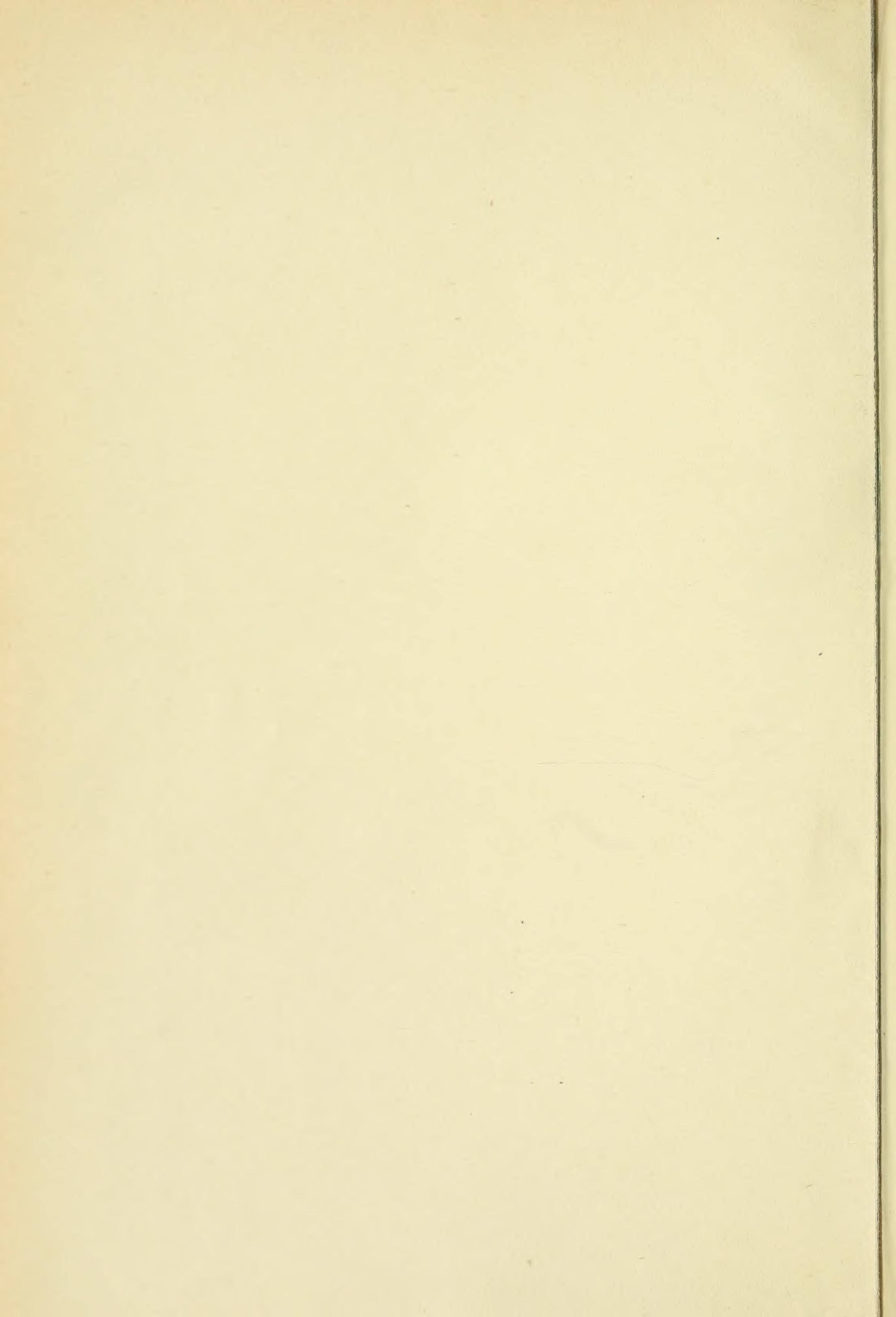












ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTVIERZEHNTER BAND

MIT 151 FIGUREN IM TEXT UND 22 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1915

Inhalt des hundertvierzehnten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 20. Juli 1915

Seite

Wilhelm Harnisch, Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Ein Beitrag zur Philogenie des Copulationsapparates der Käfer. Mit 71 Figuren im Text und Tafel I 1

A. Abonyi, Experimentelle Daten zum Erkennen der Artemia-Gattung. Mit 13 Figuren im Text und Tafel II—IV 95

Martin Giese, Der Genitalapparat von Calyptraea sinensis Lin., Crepidula unguiformis Lam. und Capulus hungaricus Lam. Mit 27 Figuren im Text und Tafel V—VIII 169

Zweites Heft

Ausgegeben den 14. September 1915

E. Wasmann, Neue Beiträge zur Biologie von Lomechusa und Atemeles, mit kritischen Bemerkungen über das echte Gastverhältnis. (205. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.) Mit 2 Figuren im Text, Tafel IX und X und einer statistischen Karte 233

Eduard Michl, Über die sogenannten Kiemenreste der Anuren. Mit 1 Figur im Text und Tafel XI und XII 403

Drittes Heft

Ausgegeben den 5. Oktober 1915

Alfred Pfefferkorn, Das Nervensystem der Octopoden. Mit 13 Figuren im Text und Tafel XIII und XIV 425

Richard Conrad, Untersuchungen über den unteren Kehlkopf der Vögel. I. Zur Kenntnis der Innervierung. Mit 6 Figuren im Text 532

Viertes Heft

Ausgegeben den 2. November 1915

Erwin Taube, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. II. Von der Gastrula bis zum Furciliastadium. Mit 7 Figuren im Text und Tafel XV—XXI 577

Arthur Winkler, Untersuchungen über das Nervensystem und das Blutgefäßsystem von Rossia macrosoma d'Orb. Mit 11 Figuren im Text und Tafel XXII 657

Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden.

Ein Beitrag zur Phylogenie des Copulationsapparates der Käfer.

Von

Wilhelm Harnisch, Dr. phil.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Halle a. S.)

Mit 71 Figuren im Text und Tafel I.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 2
Material und Technik 5
Spezieller Teil 6
Gesamtübersicht über die männlichen Organe von *Lina populi* . 6
Innere Geschlechtsorgane 10
a) Hoden mit Samenleitern (Vasa deferentia) 10
b) Die Anhangsdrüsen 13
c) Der Ductus ejaculatorius 15
d) Die Prostata 17
Der Copulationsapparat 20
a) Letzte sichtbare Segmente 20
b) Penis mit Atrium genitale und 7. und 8. Ventralplatte . . 23
c) Rutenblase mit Praepenis 26
Über die Muskulatur des Penis und seine Funktion 34
Die weiblichen Geschlechtsorgane 42
a) Im allgemeinen 42
b) Der weibliche Geschlechtsapparat von *Lina populi* 46
Die Begattung 50
a) Copulationsvorgang 50
b) Austreibemechanismus 51
Der Copulationsapparat anderer Chrysomeliden 55
a) *Plateumaris sericea* L. 56
1. Chitinskelet 56
2. Funktion und Muskulatur 58
b) *Clytra quadripunctata* L. 58
1. Chitinskelet 58
2. Funktion und Muskulatur 61

Seite
Allgemeiner theoretischer Teil 63
Biologische Bedeutung der Komplikation des Copulationsapparates 63
Vergleichende morphologische Erörterungen über die Phylogenie des Copulationsapparates 67
Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 84
Verzeichnis der benutzten Literatur 87
Erklärung der Tafel 94

Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde unternommen im Hinblick auf die Bastardierungsversuche, die in neuerer Zeit im Interesse der experimentellen Vererbungsforschung angestellt werden. Es galt, die Ursache festzustellen, warum die Kreuzung zweier, auch verwandter Käfer mit so großen Schwierigkeiten verknüpft ist. In der Literatur findet man wiederholt die Ansicht vertreten, daß die genaue Anpassung des männlichen Copulationsapparates an die Scheide des Weibchens diese Bastardierung unmöglich mache; doch ist bisher bei Käfern kein einziger Beleg dafür erbracht. Ich beabsichtigte daher, an einer Species möglichst genau das wechselseitige Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen festzustellen und weiter — was für unsre Frage eigentlich erst entscheidend ist — ob genügende Unterschiede zwischen Verwandten überhaupt vorhanden sind. Zwar ist bekanntlich der Penis bei jeder Species anders geformt; aber schon die bloße Beobachtung, daß dieser nur mit der Spitze in die Scheide des Weibchens eindringt, eröffnet für die oben erwähnte Ansicht eine Schwierigkeit, die nicht ohne weiteres zu lösen ist. Es galt daher zuerst die Morphologie des ganzen männlichen Geschlechts- und Copulationsapparates festzustellen, um an der Hand dieser anatomischen Grundlage Schlüsse auf den Begattungsvorgang zu ermöglichen. Das Weibchen wurde nur insofern einer Betrachtung unterzogen, als die Kenntnis seines Geschlechtsapparates zum Verständnis des männlichen Copulationsapparates nötig ist.

Zu diesen Untersuchungen wählte ich die Chrysomeliden, da auch Tower diese Gruppe für seine Variationsversuche benutzt hat und in der Literatur so gut wie nichts über deren Anatomie bekannt ist. In erster Linie bearbeitete ich *Lina populi* L., denn von dieser Species stand mir ausreichendes Material zur Verfügung; ferner *Plateumaris sericea* L., *Clytra quadripunctata* L. und *Lina tremulae* F.

Die Literatur bot mir bei meinen Untersuchungen wenig Hilfe. Wohl existiert eine Anzahl von Arbeiten über den Geschlechtsapparat der Käfer, beginnend mit der »Biblia naturae« des alten Swammerdam

(1738) bis auf den heutigen Tag; doch es hat sich darin bei keinem Teile des Copulationsapparates Einigkeit über die Homologien erzielen lassen.

Die Arbeit, die dem auf diesem Gebiet unerfahrenen Leser noch immer am meisten bietet, ist die Monographie der weiblichen Geschlechtsorgane von F. Stein (1847). Dieses Werk hat den Vorzug vor allen später erschienenen Veröffentlichungen, daß es vergleichend morphologisch diese Organe behandelt, und gleichzeitig ist es mit großer Sorgfalt und Genauigkeit geschrieben. Auch der männliche Copulationsapparat wird nebenbei in seiner Beziehung zum Weibchen dargelegt. Ob sich freilich Steins Behauptungen, namentlich die über die Verteilung der Segmente im Legeapparat, noch heute aufrecht erhalten lassen, mag hier unentschieden bleiben. Soviel steht jedoch fest, daß es bisher niemandem geglückt ist, ihn endgültig zu widerlegen.

Die 1875 erschienenen vergleichend anatomischen Untersuchungen von Lindemann »über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer« haben wohl sehr wichtige Tatsachen über das äußere Chitinskelett gebracht. Die Arbeit leidet aber an dem Mangel, daß sie die andern Käfergruppen nicht mit heranzieht. Daher ist es auch dem Verfasser nicht gelungen, die einzelnen Teile am Copulationsapparat im morphologischen Sinne zu definieren, was schon aus seiner Nomenklatur hervorgeht, welche die einzelnen Stücke nach ihrer zufällig äußeren Form benennt. Ein weiterer Mangel ist der, daß Lindemann nicht die Art der Ineinanderfügung der einzelnen Stücke beschrieben hat[1]. Es ist daher verständlich, daß er über die Funktion des Apparates nichts sagen kann. Es war dies ja auch weniger der Zweck seiner Arbeit, sondern vielmehr der, auf diesem Wege, »die Verwandtschaften der Borkenkäfer zu begreifen und mit der Zeit die Geschichte dieser Familie zu entziffern« (S. 199).

Der Gedanke, die Penisform als Artunterscheidungsmerkmal zu verwenden, tauchte bereits bei v. Siebold (1848)[2] auf und wurde später besonders von G. Kraatz (1878 und 1881, 2 und 3) vertreten, der zu diesem Zwecke (1881, 3) eine Tafel mit den verschiedenen Penisformen der europäischen Cetoniiden herstellen ließ. Auch Weise (1886, 2; 1889, 3 und 4; 1893, 14) betrachtet den Penis der Käfer nur unter diesem Gesichtspunkte. Die genannten drei Autoren haben indessen nur die Chitinteile behandelt, bzw. die äußeren Umrisse dargestellt.

Die Arbeit von Escherich (1892) entwickelt mehr theoretisch und

[1] Vgl. Fig. 64—67.

[2] Die in Klammern beigefügten Erscheinungsjahre deuten gleichzeitig auf das Literaturverzeichnis hin.

zwar vom biologischen Standpunkte aus die Bedeutung des Unterschiedes der Genitalapparate der Insekten zur Verhinderung einer Begattung zwischen verschiedenen Arten.

Er fand jedoch hierin einen Gegner in VERHOEFF, der 1893 damit begann, das Abdomen der Käfer vergleichend morphologischen Betrachtungen zu unterziehen. Leider gilt von dieser und den zahlreichen folgenden Arbeiten das, was WANDOLLECK (1906) — S. 482 — darüber schreibt: »Es lag dem Autor wohl die Absicht vor, alles Bekannte endgültig abgeschlossen vorzuführen. Leider sind aber die Arbeiten dieses Autors über diesen Gegenstand nur mit großer Mühe zu verstehen und daher sehr schwer benutzbar, welche Eigenschaft noch durch die meist ganz unbrauchbaren Figuren erhöht wird. Das erste liegt vornehmlich in seinem Wunsche, überall zu generalisieren und dann aus den nicht gerade übermäßig zahlreichen Funden morphologische Definitionen anzustellen. Vielfach setzt er dann bei dem Leser schon das voraus, was dieser erst aus der Arbeit lernen will und was dem Autor natürlich ganz geläufig ist. Das letztere liegt wohl daran, daß er zuerst trockenes Material benutzte und stets die einzelnen Teile getrennt, womöglich nur zur Hälfte und noch nicht einmal schematisch abbildete.« Dazu kommt, daß VERHOEFF für jedes Teilchen einen besonderen Spezialnamen einführt, der oft nur für eine bestimmte Species Geltung hat, wodurch eine verwirrende Namenfülle entsteht. Diese Umstände erschweren es mir, in vorliegender Abhandlung auf die Einzelheiten näher einzugehen, zumal der Verfasser auch mir, wie all seinen andern Kritikern, vorwerfen würde, ihn nicht verstanden zu haben. Sachlich ist bei der mangelnden Begründung seiner Homologisierungen kaum etwas zum Verständnis zu gewinnen. Nur wo er offensichtliche Fehler begeht, werde ich seine Ausführungen zurückweisen müssen.

WANDOLLECK (1906) beschreibt das Chitinskelet des weiblichen Apparates. Da er von VERHOEFF ohne Nachprüfung die Zehngliedrigkeit des Käferabdomens übernommen hat, so kommt er in offenbare Schwierigkeiten mit der Bezeichnung der zum Legeapparat verwendeten Platten, ohne dies jedoch zuzugeben. Oder aber er beschreibt bei *Lina populi* (S. 551), daß das neunte Tergit in Rudimenten ventral vom After erhalten sei. Zu diesem Resultat wird er dadurch geführt, daß er das neunte wahre Tergit als achtes gezählt hat. Dagegen ist es ein fundamentaler Nomenklaturbegriff, daß der After die Grenze zwischen Tergiten und Sterniten bildet, was auch KERSCHNER (1913) nicht beachtet hat.

BORDAS (1899, 1, 2, 3) gibt uns eine gute Beschreibung der inneren Geschlechtsorgane nach Gruppen übersichtlich zusammengestellt, be-

schreibt dabei auch kurz das Chitinskelet des Copulationsapparates und bringt eine schematische Abbildung des Penis der Chrysomelide *Timarcha* (1899, 3).

An Monographien über einzelne Käfer existieren die von STRAUSS-DÜRKHEIM (1828, 2) und die von BOAS (1893, 1) über den Maikäfer, von DEMANDT (1912, 3) über *Dytiscus* und von KERSCHNER (1913, 2) über *Tenebrio*. Da hier nur jede Species für sich behandelt wird, ohne Rücksicht auf die andern Käfergruppen, so kommen diese Arbeiten nur zum Vergleich für mich in Betracht. Dagegen hat die biologische Arbeit von BLUNK (1912) über das Geschlechtsleben von *Dytiscus marginalis* mir wertvolle Aufschlüsse über den Begattungsvorgang verschafft.

Die genannte Literatur konnte erst für mich in Betracht kommen, nachdem ich selbständig den Copulationsapparat von *Lina populi* erforscht hatte. Erst dann konnte ich die andern Arbeiten zum Versuch einer einheitlichen Homologisierung heranziehen, wobei ich mir auch die Aufgabe stellte, in die verwirrende Nomenklatur einige Ordnung hineinzubringen. Dabei zeigte sich jedoch die Notwendigkeit, so weit als möglich die bisher beschriebenen Arten selbst nachzuprüfen. Als Ergebnis dieser weiteren Untersuchungen erwies sich nun tatsächlich eine Vergleichbarkeit im Bau des Copulationsapparates der Coleopteren in mancher Beziehung. Außerdem zeigten sich auch Anhaltspunkte für die Phylogenie des Copulationsapparates, auf die ich daher in einem besonderen Teil eingehen werde.

Vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Halle angefertigt auf Veranlassung des Herrn Professor HAECKER; und bevor ich an die Ausführung gehe, möchte ich meinem verehrten Lehrer für das stete Interesse, mit dem er diese Arbeit gefördert hat, meinen aufrichtigsten Dank aussprechen, ebenso Herrn Professor BRUEL für seine Ratschläge und manche andre wertvolle Beihilfe; wie auch Herrn Professor TASCHENBERG, der mich bei der Bestimmung der Käfer bereitwilligst unterstützt hat. Frl. Dr. LEFFLER bin ich sehr dankbar für ihre freundliche Hilfe beim Lesen der Korrektur.

Material und Technik.

Das gesammelte Material von *Lina populi* und *tremulae* verwahrte ich lebend in Glaskästen. In diesen legten auch die Weibchen ihre Eier an den gereichten Pappelblättern ab. Nach etwa 8 Tagen krochen die jungen Larven aus, deren Aufzucht nicht ohne Schwierigkeiten ist, da sie nur junge Blätter annehmen und sich von den verwelkten nicht zu dem frischen Futter hinfinden. Ich mußte sie daher jeden Tag mit

einem feinen Haarpinsel auf die neuen Blätter übertragen. Das Futter muß immer frisch und reichlich vorhanden sein, denn schon ein Tag Hunger genügt bei älteren Larven, daß sämtliche Tiere sich zu früh in Puppen verwandeln, woraus dann nur verkrüppelte Käfer hervorgehen.

Für makroskopische Präparate benutzte ich am liebsten frisches Material, das ich in den Sommermonaten immer vorrätig hielt. Für die übrige Zeit konservierte ich mit Formol: Ich betäubte zu diesem Zwecke die Tiere mit Äther, entfernte die Flügel und schnitt in die Rückendecke eine Öffnung oder trennte den Thorax vom Abdomen, bevor ich sie in die 2%ige Lösung brachte. Wurden diese Maßregeln nicht getroffen, so drang das Formol nicht genügend ein.

Zum Studium der Chitinteile kochte ich die Käfer in verdünnter Kalilauge oder stellte sie in dieser Flüssigkeit 24 Stunden in den Wärmeofen.

Bei makroskopischen Untersuchungen benutzte ich ein Binocular[1].

Für die Mikrotombehandlung konservierte ich am vorteilhaftesten heiß (45°) mit

Alkohol	500 g,
Wasser	500 g,
Sublimat	35 g,
Kochsalz	5 g,

worin die Objekte je nach der Größe $^1/_2$—2 Stunden belassen wurden. Das Sublimat wurde in Jodalkohol ausgezogen.

Nach der Konservierung kamen die Präparate auf 3 × 24 Stunden in Seifenspiritus zum Erweichen des Chitins. Beim Einbetten in Paraffin hat man darauf zu achten, daß man Totalpräparate nicht unter 24 Stunden in absolutem Alkohol belassen darf, in Xylol etwa 10 Stunden und 3—4 Stunden im flüssigen Paraffin.

Am besten ließen sich Schnitte in der Dicke von 15 μ herstellen, die für meine morphologischen Betrachtungen völlig ausreichend waren; und nur wo es mir darauf ankam, histologische Einzelheiten zu erkennen, stellte ich auch Schnitte von 5—10 μ her.

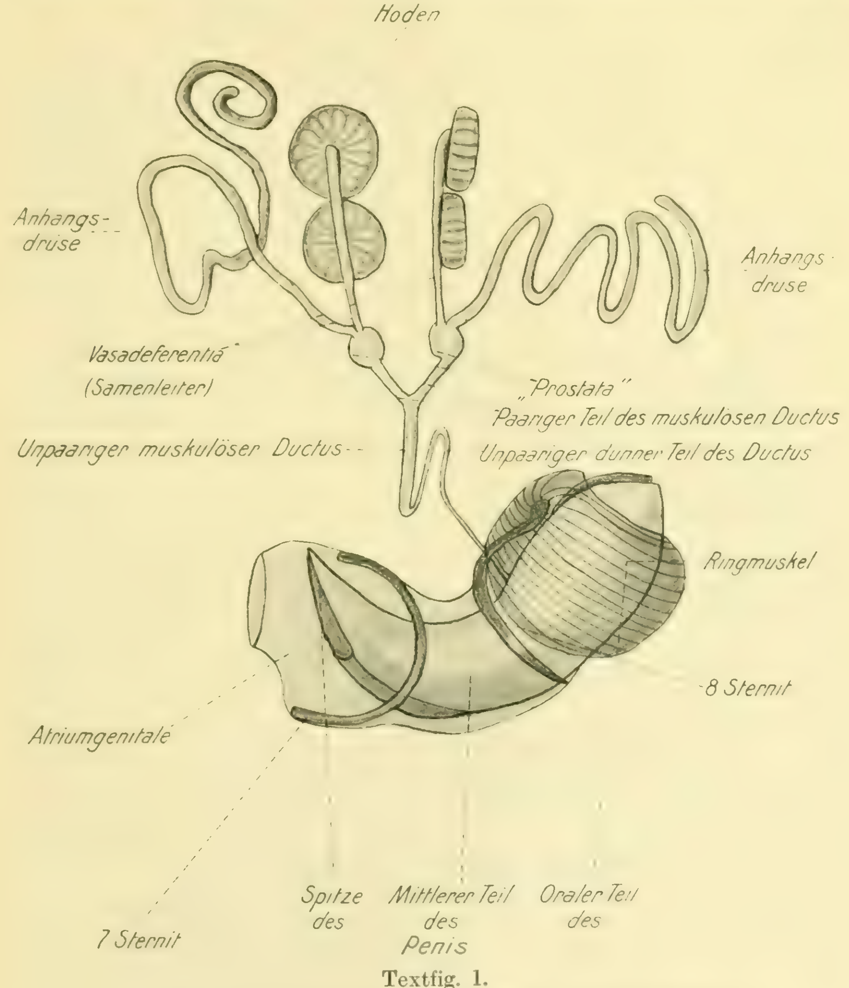
Spezieller Teil.

Gesamtübersicht über die männlichen Organe von Lina populi.

Bevor wir an die Einzelbeschreibung der Organe gehen, wollen wir kurz den ganzen Geschlechtsapparat in seiner Gesamtheit betrachten

[1] Seibert mit Oc. 0 u. 2, Obj. 0 u. I.

(Textfig. 1). Dabei benutze ich eine teilweise ungewöhnliche Nomenklatur, deren Begründung durch das Folgende noch erbracht werden soll. Die beiden Hoden münden in die paarigen Samenleiter und diese je in ein kugeliges Organ, die »Prostatadrüsen«, an welchen auch die



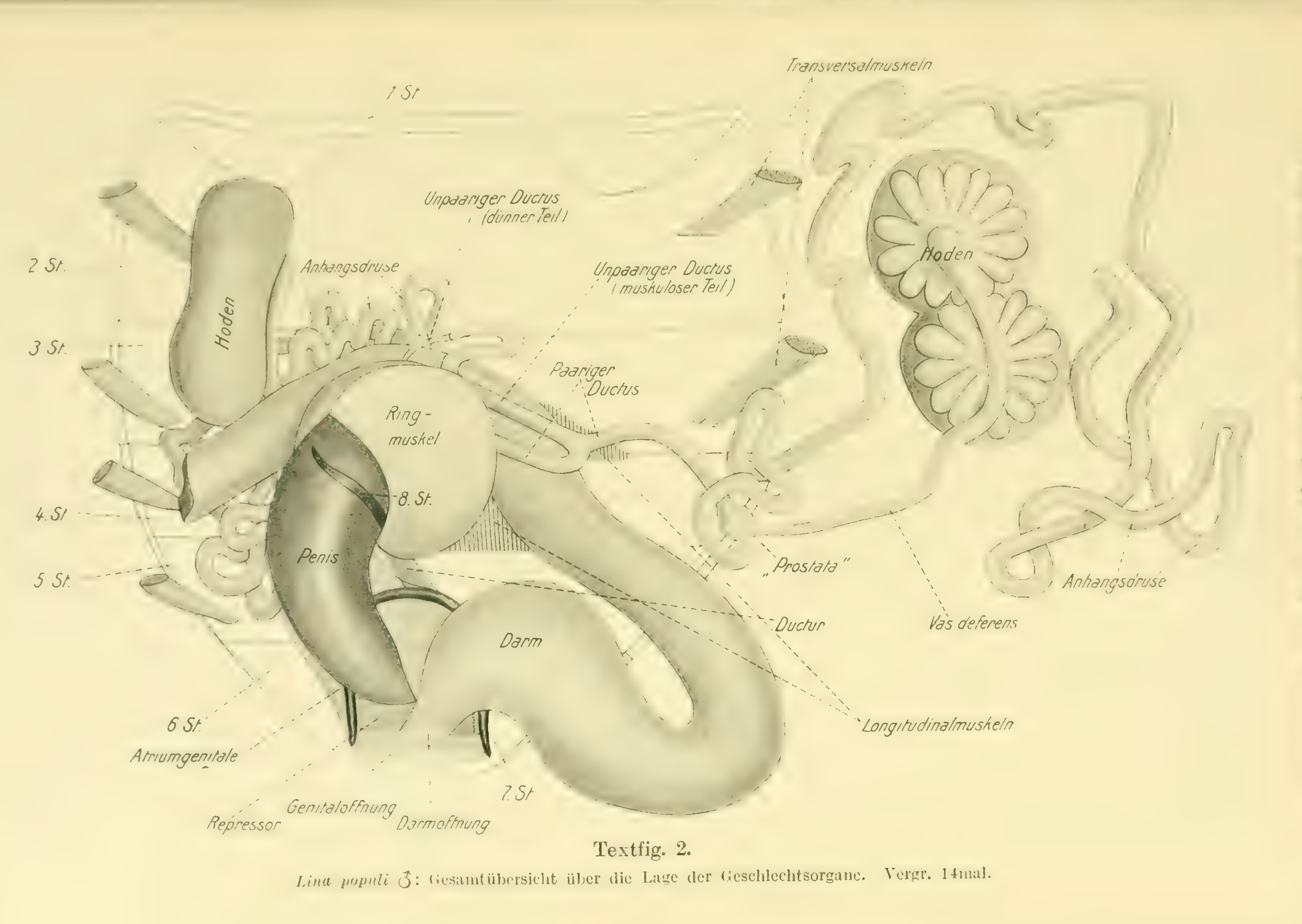
Textfig. 1.

Lina populi ♂: Schematisches Übersichtsbild der Geschlechtsorgane.

langen schlauchförmigen Anhangsdrüsen ansitzen. Die beiden Prostatadrüsen sind selbst nur die Enderweiterungen der beiden Arme des paarigen Ductus ejaculatorius, die sich bald zu einem gemeinsamen Gang vereinigen. An dem unpaarigen Stück können wir wieder deutlich zwei Teile unterscheiden, einen dickeren oberen und einen

dünneren unteren. Ich verwende die Bezeichnung oben und unten der Einfachheit halber, indem ich unter »oben« die Richtung zum Hoden und unter »unten« die Richtung vom Hoden weg verstehe. Das dünnere Ende mündet in den Penis. Dieser hat eine gebogene Gestalt, und ein großer Muskel, der sein orales Ende umgibt, verleiht ihm ein keulenförmiges Aussehen. Außer diesem oralen Teil unterscheide ich noch die Spitze und den mittleren Teil. Wenn auch diese Einteilung rein willkürlich ist, so dient sie doch dem leichteren Verständnis bei der folgenden Beschreibung. Der Penis steckt in einer häutigen Hülle, dem Atrium genitale, in dem die 7. und 8. Bauchplatte eingesprengt liegen.

Um einen Gesamtüberblick über die Lage des männlichen Geschlechtsapparates im Körper zu erhalten, stellen wir folgendes Präparat her, das auch der Textfig. 2 zugrunde lag: Wir entfernen die Rückendecke und das dichte Gewirr von Fett und Tracheen. Nun ziehen wir vorsichtig den vorderen Abschnitt des Verdauungstractus heraus und schneiden ihn links neben dem Penis durch. Die hintere Darmschlinge legen wir nach der rechten Seite herüber, wodurch der Penis sichtbar wird. Dieser reicht ungefähr vom Anfang des 3. bis zum Ende des 6. Sternits und liegt asymmetrisch im Körper, so daß seine konvexe Seite nach links und die konkave nach rechts zu liegen kommt. Ich will hier gleich vorausschicken, daß er beim Heraustreten eine Drehung von 90° (in der umgekehrten Richtung des Uhrzeigers) beschreibt, so daß im ausgestreckten Zustand seine Medianebene mit der Medianebene des Körpers zusammenfällt. Ich bezeichne daher im folgenden die konvexe Seite als die Oberseite und die konkave als die Unterseite des Penis. Das Atrium, das den Penis umgibt, mündet ventralwärts des Darmes nach außen. Das in dasselbe eingesprengte 7. Sternit liegt zwischen Penis und letztem Bauchschild. Der Ductus ejaculatorius, der von rechts her in den Penis mündet (Textfig. 2), lagert sich ventralwärts von diesem s-förmig gekrümmt, um für das Heraustreten des Penis den nötigen Spielraum zu gewähren (Textfig. 26). Die beiden Hoden liegen links und rechts oralwärts vom Penis mit derjenigen Flächenseite nach der Mitte zu gerichtet, an der die Vasa deferentia ansetzen (Textfig. 2). Die beiden Anhangsdrüsen liegen rechts, links und oralwärts vom Penis dicht verknäuelt. Bei unsrer Abbildung sind auf der rechten Seite die Geschlechtsorgane herauspräpariert und ausgebreitet, um ihre Größenverhältnisse erkennen zu lassen. Es muß noch bemerkt werden, daß die Länge der rechten und linken Ausführungsgänge nicht übereinstimmt. Man könnte dies für eine Folge der seitlichen Lage des Penis halten, wenn die Asymmetrie der Geschlechtsorgane nicht schon bei anderen



Textfig. 2.

Lina populi ♂: Gesamtübersicht über die Lage der Geschlechtsorgane. Vergr. 14mal.

Gruppen bekannt wäre, wo der Penis keine Drehung beschreibt (BRUEL bei *Calliphora* 1877).

Folgende Tabelle gibt die Größe der inneren Geschlechtsorgane nach Messungen an verschiedenen Tieren an:

links		rechts
2,0 mm	Hoden	2,0 mm
1,4 mm	Vasa deferentia	2,0 mm
20,0 mm	Anhangsdrüsen	20,0 mm
1,1 mm	paariger Ductus	1,9 mm
Unpaariger Ductus, dicker Teil .		2,5 mm
Unpaariger Ductus, dünner Teil .		2,0 mm
Penis		3,1 mm

Innere Geschlechtsorgane.

a) Hoden mit Samenleitern (Vasa deferentia).

Den Ausführungen über die inneren Geschlechtsorgane muß ich vorausschicken, daß es mir nur darum zu tun war, die Morphologie derselben festzustellen. Auf histologische Feinheiten einzugehen, lag nicht innerhalb der Grenzen meiner Arbeit. Freilich ließen sich auch einige diesbezügliche Erörterungen nicht umgehen, soweit sie für das Verständnis unseres Gegenstandes nötig waren.

Mit den inneren Geschlechtsorganen der Coleopteren hat sich BORDAS (1899, 1, 2, 3 und 1900, 1, 2) in größeren Arbeiten beschäftigt. Es sind die ersten genaueren Veröffentlichungen auf diesem Gebiete, und ich darf daher die älteren, deren Reihe beim alten SWAMMERDAM (1738) beginnt, an dieser Stelle unberücksichtigt lassen. In der umfangreichsten dieser Arbeiten: »Recherches sur les organes réproducteurs mâles des coléoptères« (1900, 2) beschreibt der Verfasser mehr oder weniger ausführlich die Geschlechtsdrüsen und Ausführungsgänge fast aller Käferfamilien. Er unterscheidet (S. 299) zwei Hodentypen:

I. einfache röhrenförmige (»simples, tubuleux«) und

II. zusammengesetzte Hoden (»organes à testicules composés«).

Bei den letzteren unterscheidet er wieder zwei Untergruppen:

a) büschelartige (»fasciculés«) und

b) traubenförmige (»disposés en grappes«).

Dem Typus II a) gehören an: *Aphodiinae*, *Copriinae*, *Geotrupinae*, *Melolonthinae*, *Rutelinae*, *Lucanidae*, *Cetoninae*, *Curculionidae*, *Cerambycidae* u. a., darunter auch die meisten Gattungen der Chrysomeliden.

Die büschelartigen Hoden zerfallen bei diesen Gruppen wieder beiderseits in zwei bis zwölf Einzelhoden[1]. Bei den Chrysomeliden sind es zwei (s. BORDAS. 1900, 2, S. 426, s. Fig. 1). In der Arbeit (1899, 3) will BORDAS uns eine Abbildung des Hodens von *Lina populi* geben. Aber schon ein flüchtiger Blick genügt, um zu erkennen, daß dem Verfasser bei der Bestimmung der Species ein Irrtum unterlaufen sein muß. Die Abbildung auf seiner Tafel VIII, Fig. 3 zeigt uns einen traubenförmigen Doppelhoden, an dem jede Traube ihren eigenen Ausführungsgang besitzt. An der einen, von der die Fetthülle abpräpariert ist, kann man 25 Follikel zählen. Das sind drei grundlegende Abweichungen von dem Hoden von *Lina populi*. Bei unserm Käfer haben wir eine ganz charakteristische Form, wie wir sie auf keiner Abbildung von BORDAS finden. Jeder Hoden besteht aus zwei selbständigen Rosetten, die aber nur einen gemeinsamen Ausführungsgang haben (Textfig. 1, 2). Vergleichen wir diesen Hoden mit dem von *Chrysomela geminata* und *Chrysomela graminis*, so sehen wir, daß der von *Lina populi* morphologisch in der Mitte zwischen beiden steht. Bei ersterem hat jede Rosette ihren eigenen Ausführungsgang (Textfig. 3 *A*), die sich erst hinterher vereinigen. Bei dem andern Typus, der bei *Chrysomela graminis* ausgeprägt ist, sind die beiden Rosetten miteinander verwachsen und münden beide in denselben Gang (Textfig. 3 *B*). Denken wir uns am Typus Textfig. 3 *A* den einen Ausführungsgang so weit verkürzt bis zum gänzlichen Wegfall, so haben wir den Typus, wie wir ihn bei unserem Tier finden: Textfig. 1, 2, 4.



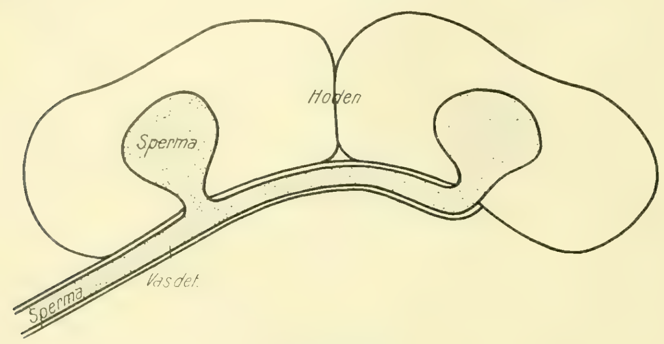
Textfig. 3.
Zwei Hodentypen: *A. Chrysomela geminata*, *B. Chr. graminis*.

Die beiden Rosetten sind von einer dichten Fettmasse eingehüllt, die die genauere Gestalt nicht erkennen läßt (Fig. 2 links). Ein Frontalschnitt (Fig. 5) genügt aber, um zu erkennen, daß die einzelnen Follikel ziemlich regelmäßig zu einer Rosette angeordnet sind. Ihre Zahl beträgt in beiden Rosetten je 14. Die Spermabildung schreitet von innen nach außen fort, sodaß sich das mit reifem Sperma gefüllte Lumen des

[1] Um Mißverständnissen beim Vergleich mit dieser Arbeit von BORDAS vorzubeugen, möchte ich auf einen Druckfehler hinweisen, der sich darin findet: Bei den Erklärungen der Tafeln ist die Zahl immer um 2 zu hoch angegeben. So muß man z. B. auf S. 436 lesen statt Planche XIX: XVII, statt XX: XVIII usw.

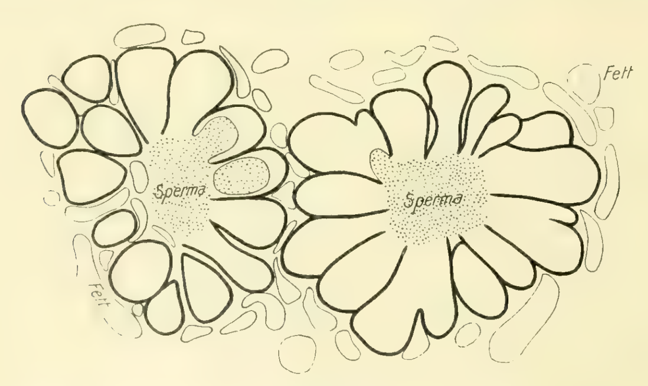
Hodens immer mehr erweitert. Auf der linken Rosette kann man sehen, wie bereits zwei Follikel mit fertigem Sperma beinahe angefüllt sind. Textfig. 4 gibt uns einen schematischen Längsschnitt, nach Quer- und Frontalschnitten rekonstruiert. Er zeigt, wie die ungefähr kugelförmigen Lumina sich verjüngen und in den gemeinsamen Ausführungsgang münden.

Dieser ist relativ weit und bietet so einer größeren Sperma-



Textfig. 4.

Lina populi ♂: Schematischer Sagittalschnitt durch den Hoden. Vergr. 40mal.

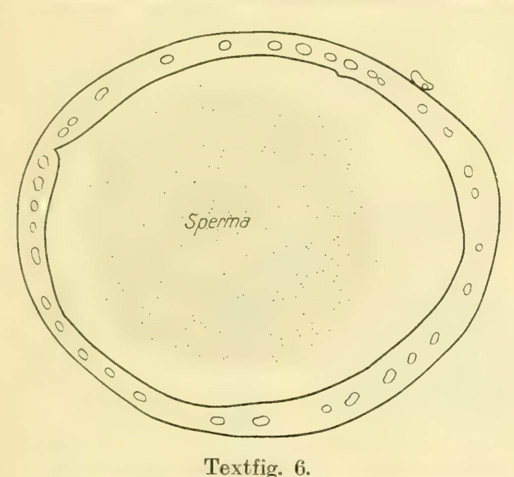


Textfig. 5.

Lina populi ♂: Schematisierter Horizontalschnitt durch den Hoden. Vergr. 40mal.

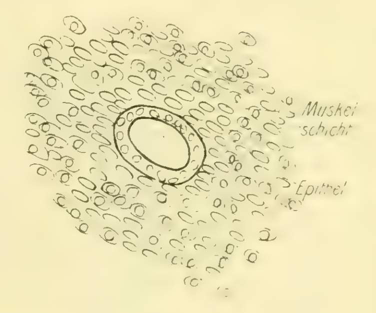
masse Platz, ersetzt somit eine Samenblase, die wir bei *Lina populi* nicht ausgeprägt finden. Auch in ihrer Verlängerung unterhalb des Hodens zeigen die Vasa deferentia anfangs ein sehr weites Lumen. Sie sind bei geschlechtsreifen Tieren immer dicht mit Sperma angefüllt, dienen also ebenfalls als Reservoir (Textfig. 6). Je enger das Vas deferens wird, desto weniger dicht sind die Spermatozoen angehäuft, ja in der Nähe der »Prostata« machen sie bereits einen degenerierten Eindruck,

und im Lumen dieser Drüse finden wir sie gar nicht mehr. Die Wandung des Samenleiters besteht oben aus einem ziemlich starken Epithel (Textfig. 6), dessen Zellgrenzen man nicht erkennen kann. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Wand des Samenleiters drüsiger Natur ist, wie es DEMANDT vom »Nebenhoden« des *Dytiscus* sagt. Dafür spricht das Sekret, in dem wir die Spermatozoen im Lumen des Vas deferens eingebettet finden. Weiter unten, wo das Epithel noch ungefähr den vierten Teil seiner ursprünglichen Dicke zeigt (Textfig. 7), es also nicht mehr in dem Maße secretorisch sein kann, finden wir die zu weit vorgedrungenen Spermatozoen im abgestorbenen Zustande.



Textfig. 6.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den oberen Teil des Vas deferens in der Nähe des Hodens. Vergr. 300mal.



Textfig. 7.

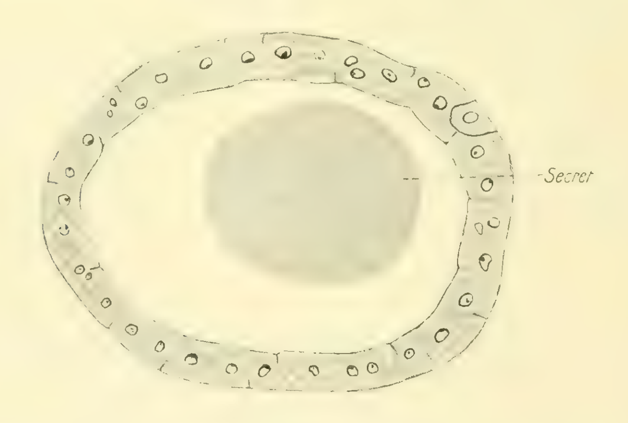
Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den unteren muskulösen Teil des Vas deferens. Vergr. 300mal.

Textfig. 6 zeigt uns einen schematisierten Schnitt durch das Vas deferens in der Nähe des Hodens. Wir haben hier eine einschichtige Wandung. Weiter unten beginnt jedoch eine zweite Schicht, die ungefähr in dem Maße an Dicke zunimmt, als die Stärke der inneren Wand und die Größe des Lumens abnimmt (Textfig. 7). Diese Schicht besteht aus Längsmuskelfasern, wie auch BORDAS (1899, 1) angibt.

b) Die Anhangsdrüsen (Mesadenien [Bordas], Kittdrüsen, Ectadenien [Escherich], Prostatadrüsen [Brüel]).

Die Anhangsdrüsen sind zwei sehr lange schlauchförmige Gebilde von gleichmäßiger Dicke (Textfig. 1 und 2). Oft findet man bei ihnen Abnormitäten, so z. B. daß bei ihrer verknäulten Lage die Kreuzungspunkte einer Schleife miteinander verwachsen sind. Auch habe ich das sonst einfach rund abgestumpfte Ende gabelförmig gefunden.

DEMANDT (1913) gibt uns ein Schnittbild der Anhangsdrüse bei *Dytiscus*; ein Drüsenepithel von langen Cylinderzellen umgibt das Lumen. Außen herum verläuft eine Muskelschicht mit Longitudinalfasern. BORDAS (1899, 1) (Taf. VII, Fig. 10) bildet einen Querschnitt durch die Anhangsdrüse einer Chrysomelide (*Agelastica*) ab. Auch hier finden wir das drüsige Cylinderepithel. Der außen herum verlaufende Muskelring ist jedoch sehr schwach. Bei *Lina populi* habe ich nun ungefähr die Verhältnisse gefunden, wie sie BRUEL (1897, S. 517) bei *Calliphora* schildert: »Frisch präpariert haben sie ein weiß glänzendes Aussehen; es rührt dies von dem milchigen Secret her, mit dem sie prall erfüllt sind, nicht aber von der Wandung. Denn diese ist außerordentlich dünn und rechtfertigt die Bezeichnung Drüse überhaupt



Textfig. 8.

Lina populi ♂: Querschnitt durch die Anhangsdrüse. Vergr. 300mal.

schlecht. Sie besteht aus einem peritonnalen Überzug und einem ziemlich flachen Epithel mit rundlichen Kernen und auf Schnitten schwer wahrnehmbaren Zellwänden.« Auch die Wandung dieses Organs bei *Lina populi* macht durchaus nicht den Eindruck eines funktionierenden drüsigen Gewebes (Textfig. 8). Zellgrenzen sind kaum sichtbar, sodaß wir den Eindruck eines durchlaufenden Gerüstes haben, in dessen Maschen nur noch Reste von Secretgranulae vorhanden sind und in denen die auch vacuoligen Kerne hängen. Das Gerüst läßt sich mit Hämatoxylin färben, nicht aber mit Anilinfarben, während das Secret im Lumen mit Orange G gefärbt kräftig gelb aussieht. Eine Muskelschicht befindet sich an unserm Organ nicht, nur eine kaum erkennbare Peritonnalhülle. Schon BRUEL (1897) hat sich mit der Frage beschäftigt: Wie kann ein

derartig durchsichtiges Epithel eine solche Menge Secret liefern? Und er kommt zu dem Ergebnis, daß das Secret bereits während des Puppenstadiums abgesondert wird. Er gibt auch eine Abbildung der Drüse aus diesem Stadium: Das Epithel besteht aus langen Cylinderzellen und die Peritonnalhülle ist kräftiger entwickelt. Hierdurch angeregt, sah ich das spärliche Material durch, das ich an Schnitten von frisch geschlüpften Käfern und Puppen zufällig besaß und konnte auch hier feststellen, daß die Drüse schon in diesem Stadium mit Secret gefüllt ist, das Epithel stärker und mit vollen Kernen. Dazu die Peritonnalhülle deutlicher erkennbar, ähnlich wie es Bordas (1899, 1) Taf. VII, Fig. 10 bei *Agelastica* abbildet. Es ist nicht ausgeschlossen, daß ihm bei seiner Abbildung zufällig ein frischgeschlüpftes Tier vorgelegen hat. Ob sich die äußere Hülle als Muskelschicht deuten läßt, wie Bordas angibt, erscheint mir nach seiner gegebenen Abbildung mehr als fraglich. Es wäre ja im Hinblick auf die Ausstoßung des Secretes naheliegend, für diese Hülle muskuläre Natur anzunehmen. Ich habe jedoch weder bei *Lina populi*, noch bei andern Chrysomeliden nur die geringste Spur von Muskeln gefunden, und es wird sich bei *Agelastica* nicht anders verhalten.

Anscheinend wird bei unsern Tieren durch den erhöhten Druck der Leibesflüssigkeit bei der Copula das Secret herausgetrieben. Anders liegt der Fall bei *Dytiscus* (Demandt 1912). Hier ist eine Muskelschicht notwendig, um den Widerstand des dicken Epithels zu überwinden, und dieses wieder muß so stark sein, da die Geschlechtstätigkeit des *Dytiscus* sich auf 2 Jahre ausdehnt (s. Blunk 1912, S. 184) und daher eine wiederholte Secretabsonderung nötig ist. Bei unserem Tier, das nur eine Lebensdauer von wenigen Wochen besitzt, genügt die einmalige Secretbereitung.

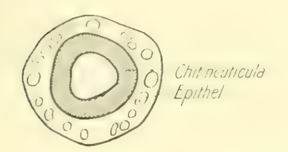
Dieses Secret ist eine farblose körnige Masse von syrupartiger Zähigkeit und färbt sich bei meiner Doppelfärbung lebhaft mit Orange G. Auf seine eventuelle Funktion werde ich weiter unten zu sprechen kommen.

c) Der Ductus ejaculatorius.

Am Ductus ejaculatorius (Textfig. 1 u. 2) können wir zwei Hauptteile unterscheiden, den dünneren und stark chitinisierten unteren und den oberen dicken, der mit einer kräftigen Muskelschicht versehen ist. Ersterer mündet direkt in den Penis; letzterer gabelt sich oben, und man hat wegen dieser Zweiteilung die beiden Arme gewöhnlich den Samenleitern zugerechnet. Aber ihr morphologischer Bau läßt sie mit dem unpaarigen

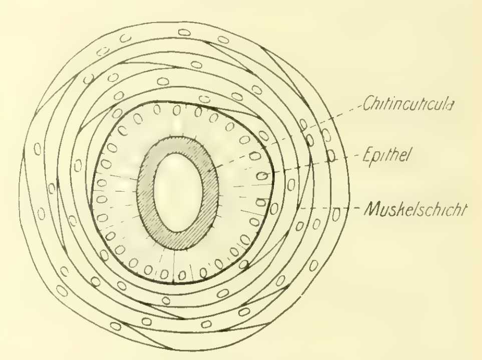
Ductus als ein einheitliches Stück erscheinen, wie ich im folgenden ausführen werde.

Betrachten wir zunächst das dünnere Ende im Schnittbild (Textfig. 9), so finden wir eine sehr starke chitinöse struktur- und farblose Intima, die sich mit Hämatoxylin blau färbt[1]. Der Kalilauge leistet sie



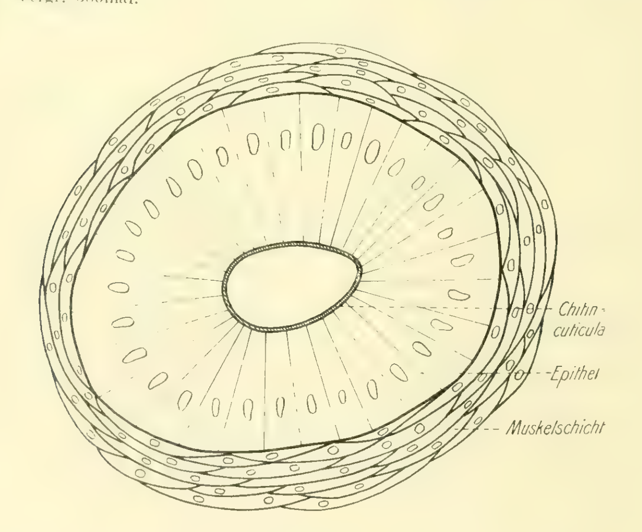
Textfig. 9.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den dünnen Teil des unpaarigen Ductus ejaculatorius. Vergr. 300mal.



Textfig. 10.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den muskulösen Teil des unpaarigen Ductus ejaculatorius. Vergr. 300mal.



Textfig. 11.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den muskulösen Teil des unpaarigen Ductus ejaculatorius gleich nach der Gabelung. Vergr. 300mal.

Widerstand, wie das gelbe Chitin, ist aber, wenigstens in dünner Schicht, für Secrete durchlässig, wie wir noch sehen werden. Das Epithel, das

[1] Über die Färbbarkeit des Chitins s. am Schluß des Abschnittes über das Chitinskelet des Penis.

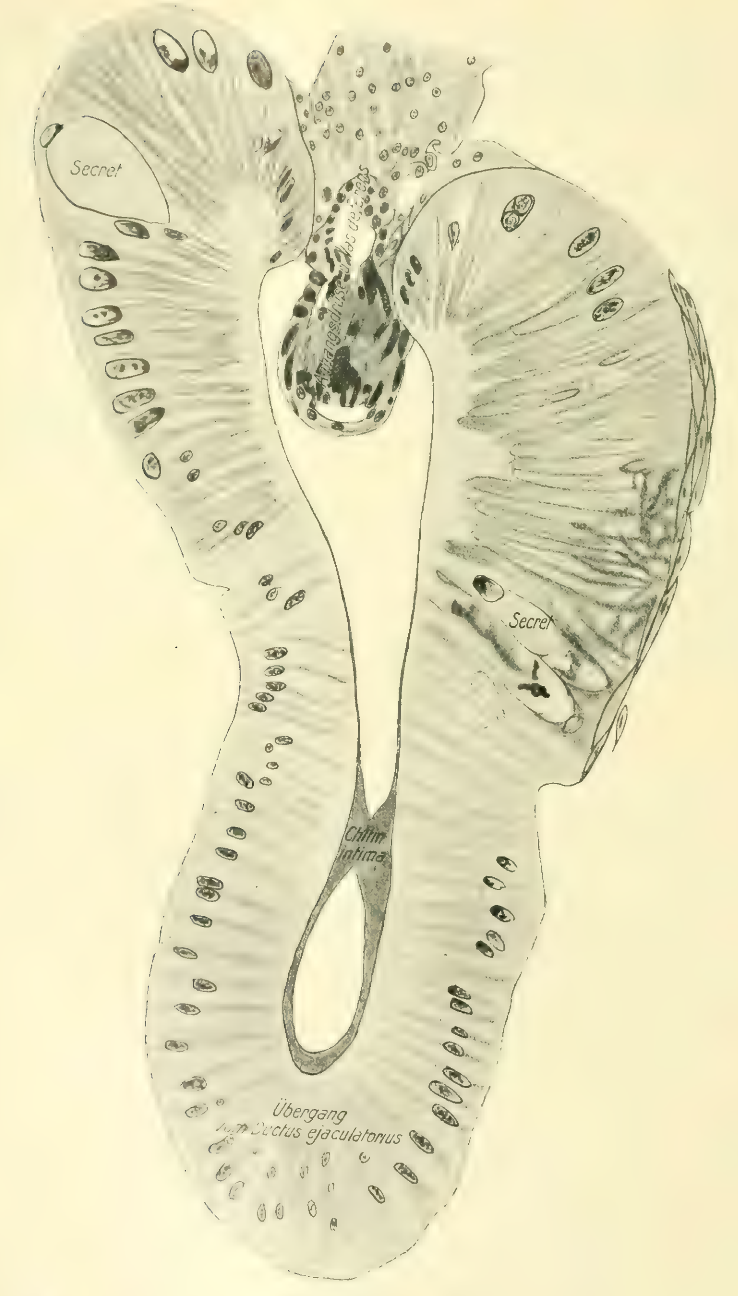
außen um die Chitinschicht herumgelagert ist, ist nicht sehr stark und zeigt verhältnismäßig große Kerne. Zellgrenzen sind nicht mehr vorhanden. Es liegt auf der Hand, daß wir es hier mit Chitinmutterzellen zu tun haben, die nach erfolgter Tätigkeit erschöpft, sich in dem Zustand mehr oder weniger großer Untätigkeit befinden. Von einer Muskelschicht ist keine Spur zu bemerken.

Etwa 2 mm nach seinem Austritt aus dem Penis läßt an der Erweiterungsstelle des Lumens die Stärke des Chitins allmählich nach (Textfig. 10). Dafür sind die Matrixzellen noch besser erhalten. Sie sind bedeutend länger und weisen deutliche Zellgrenzen auf. Um die Zellschicht herum lagert sich eine Muskelschicht, deren Fasern in fünffacher Lage spiralig angeordnet sind. Je weiter hinauf wir nun den Ductus verfolgen, um so mehr sehen wir im großen und ganzen die Weite des Lumens und die Höhe der Matrixzellen langsam zu-, die Stärke der Chitinintima aber abnehmen. Die größte Weite zeigt das Lumen kurz vor der Gabelung in einer bauchigen Erweiterung.

Textfig. 11 zeigt uns einen Arm des paarigen Ductus nicht weit nach seiner Gabelung. Wir sehen an manchen Stellen nur noch vier Schichten der Muskelfasern. Kurz darauf hört die Muskelschicht so gut wie ganz auf.

d). „Die Prostata".

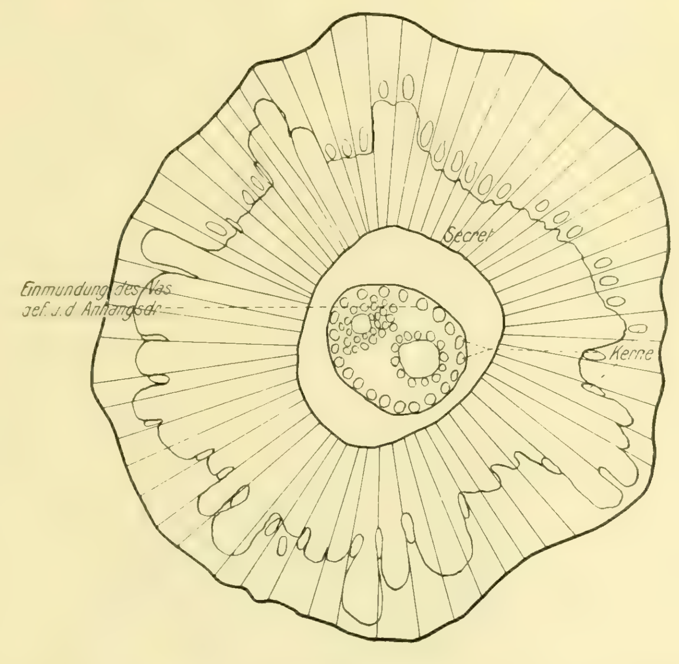
Mit »Prostata« bezeichne ich je eine der kugeligen Erweiterungen des paarigen Ductus ejaculatorius, in die die Anhangsdrüse und der Hodengang münden. Wir finden sie schon bei Hegetschweiler (1820, Textfig. 6) abgebildet unter der Bezeichnung: Vesicula seminalis. Jedoch schon der erste Autor setzt ein Fragezeichen hinter diese Benennung. Spätere Autoren waren aber weniger bedenklich, und so finden wir sogar bei Bordas diese »renflements vésiculiformes du canal déférent«, wie er sie nennt, als »vésicule« oder »receptacle séminal« bezeichnet. Ein Schnittbild durch dieses Organ (Textfig. 12) gibt er nicht. Wenn wir das Lumen des Samenleiters (Textfig. 6) betrachten und damit das der Prostata (Textfig. 12) vergleichen, so sehen wir auf den ersten Blick, daß das Organ die Funktionen eines Sammelbehälters auf keinen Fall erfüllen kann. Dagegen zeigen uns seine Wände (Textfig. 12 und 13), daß wir es mit einer funktionierenden Drüse zu tun haben. Hohe Cylinderzellen mit großen Kernen bilden die dicke Wandung. Und um das Lumen, das mit einer dünnen Chitincuticula ausgekleidet ist, sieht man eine Schicht gelb gefärbter Secretgranulae. Auf unserm Schnittbild erblicken wir zwei große Secrettropfen, deren Inhalt sich



Textfig. 12.

Lina populi ♂: Längsschnitt durch die »Prostata«. Oben einmündend Vas deferens und Anhangsdrüse, nach unten sich fortsetzend der unpaarige Ductus ejaculatorius. Vergr. 300mal.

mit Orange G kräftig färbt. Links hat das Secret den Kern zur Peripherie gedrängt, rechts der Mitte zu. Textfig. 13 zeigt uns einen Querschnitt durch die Drüse in einem späteren Stadium. Die Secretvacuolen sind nach innen zu durchgebrochen, und fertiges Secret befindet sich rings um das Lumen herum, um die Chitinintima, die wahrscheinlich als Filter dient, zu passieren. Das Secret scheint andrer Natur zu sein, als



Textfig. 13.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch die »Prostata«. Vergr. 300mal.

das, welches durch die Anhangsdrüsen abgeschieden wird. Es färbt sich etwas dunkler und ist auch feinkörniger. Auf die Möglichkeit seiner Verwendung werde ich später eingehen.

Wenn wir nun die inneren Geschlechtsorgane insgesamt betrachten, so können wir sehen, daß die beiden Abschnitte des unpaarigen Ductus, der paarige Ductus und die »Prostata« ein einheitliches Stück bilden. Der Übergang vom dünnen zum muskulösen Teil ist, wie gesagt, ein ganz allmählicher, und die Zweiteilung hat auf die Struktur des muskulösen Teiles keinen Einfluß (Textfig. 10 und 11).

Ferner geht das Cylinderepithel des Ductus direkt in das der »Prostata« über (Textfig. 12), sodaß man diese nur als den kelchförmigen

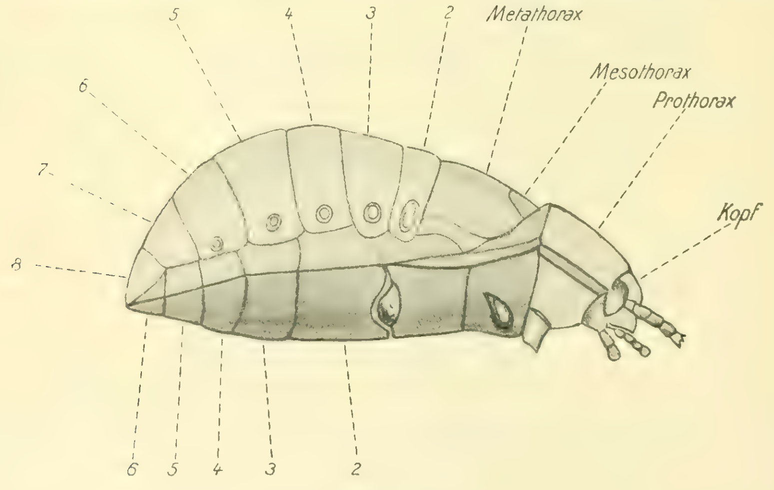
secretorischen Abschlußteil des Ductus anzusehen hat. Den Namen »Prostata« habe ich dieser Drüse im Hinblick auf ihre später zu erörternde Funktion beigelegt. Da ich sie aber nur bei *Lina populi* untersucht habe, so lasse ich die Frage offen, ob sich diese Bezeichnung für alle Gruppen anwenden lassen wird. Ich habe sie daher in meiner Arbeit stets mit » « versehen.

An der Einmündungsstelle des Samenleiters und der Anhangsdrüse zeigt sich aber nunmehr eine deutliche Grenze (Textfig. 12), sodaß wir diese beiden Organe als selbständige Teile der inneren Geschlechtsorgane anzusehen haben.

Der Copulationsapparat.

a) Letzte sichtbare Segmente.

Bevor wir uns mit dem Copulationsapparat im engeren Sinne beschäftigen, müssen wir einen Blick auf die letzten äußerlich sichtbaren



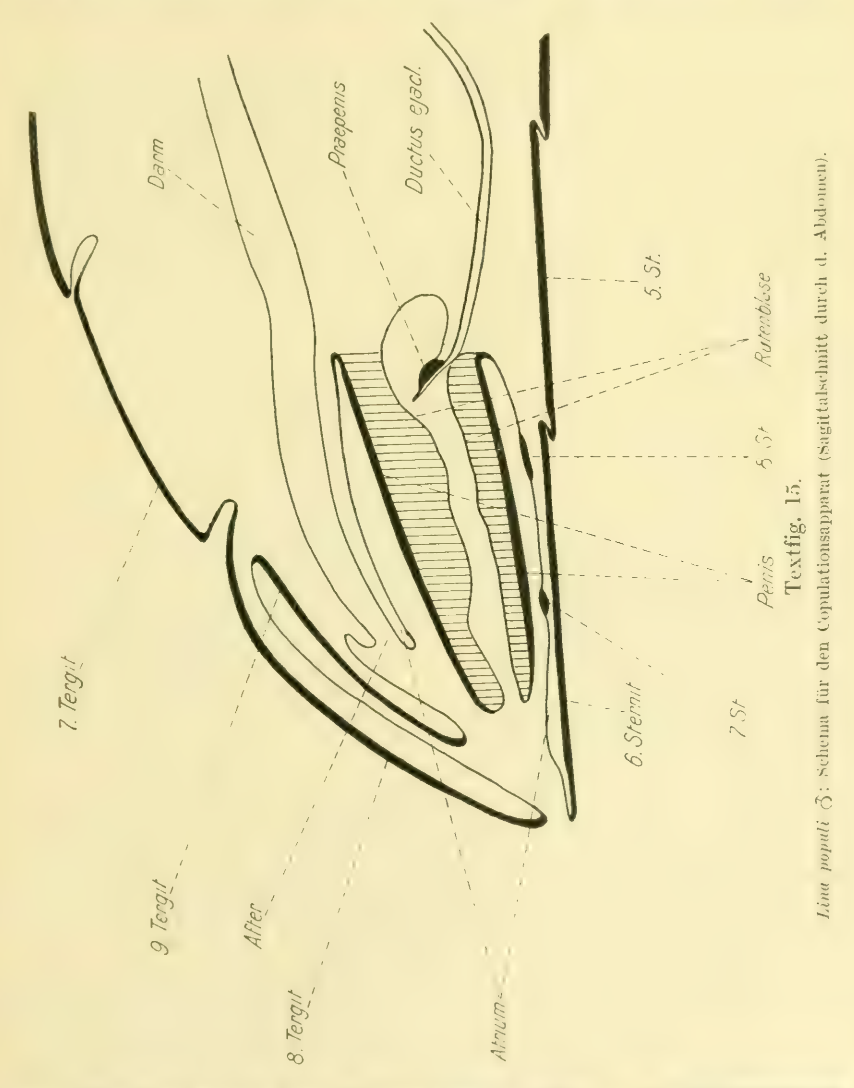
Textfig. 14.

Lina populi ♂ u. ♀: Körper der Imago nach Entfernung der Flügel und Beine, um die Lage der Tergite und Sternite zueinander zu zeigen. Vergr. 7mal.

Segmente werfen. Ich muß dabei eine Tatsache vorausschicken, auf die ich später noch näher eingehen werde[1], daß nämlich bei der Teilung der Segmente in Tergite und Sternite eine Verschiebung der beiden Halbringe gegeneinander eingetreten ist, sodaß z. B. das 4. Tergit (Dorsalplatte) über dem 2. Sternit (Ventralplatte) zu liegen kommt (Text-

[1] Dort im allgem. Teil findet man auch eine Beschreibung der ersten Abdominalsegmente.

fig. 14). Das 7. und 8. Sternit sind in das Körperinnere hineingezogen und bilden einen Teil des Copulationsapparates. Zu diesem Zweck haben sie bei den Käfern eine besondere Umwandlung erfahren, so daß man das 7. Sternit selten, das 8. überhaupt nicht als solches erkannt



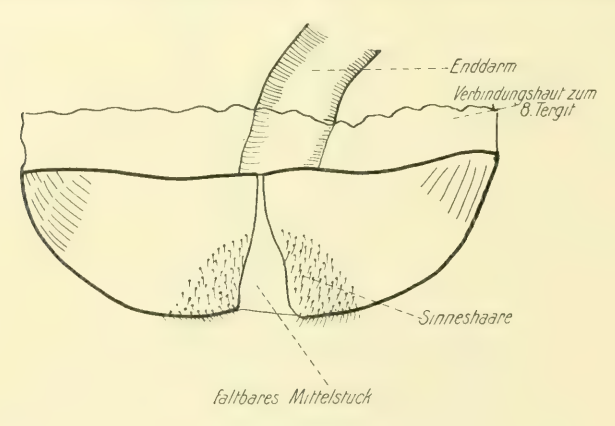
Textfig. 15.

Lina populi ♂: Schema für den Copulationsapparat (Sagittalschnitt durch d. Abdomen).

hat. (Darüber wird später Näheres gesagt werden.) Die Schlußplatten des Abdomens, das 8. Tergit und 6. Sternit berühren im Ruhezustand einander mit den Hinterrändern (Textfig. 14 und 15) und verschließen so die von ihnen eingerahmte Darm- und Geschlechtsöffnung.

Da über den Copulationsapparat von *Lina populi* speziell keine Veröffentlichungen vorliegen, die über die andern Käfergattungen aber so widersprechend sind, so würde ein Eingehen auf die bisherige Literatur an dieser Stelle das Verständnis dieses Abschnittes nur erschweren. Jedoch werde ich in dem vergleichenden morphologischen Teile dieses nachholen.

Während das 2. bis 7. Tergit mehr häutiger Natur ist, da die harten Flügeldecken auf der Rückenseite dem Körper genug Schutz gewähren, ist das 8. Tergit von größerer Festigkeit, da es beim Ausstoßen der Fäcalien und bei der Begattung unter den Flügeldecken hervortritt. Die stumpfe Spitze, in die es aboralwärts ausläuft, ist besonders verstärkt. Das gelbe Chitin, das diese Platte bildet, ist bürstenartig mit nach hinten



Textfig. 16.

Lina populi ♂: Entfaltetes neuntes Tergit. Vergr. 20mal.

gerichteten Chitinhärchen besetzt, die nur mit starker Vergrößerung auf Schnittbildern wahrzunehmen sind. Auch mit Sinneshaaren ist diese Platte versehen. In der Ruhelage verdeckt sie vollkommen das 9. Tergit, welches durch Einfaltung der Körperdecke unter das 8. Tergit geschoben ist (Textfig. 16 und 26). Bis zum 8. Tergit und 6. Sternit sind Männchen und Weibchen gleich gebaut.

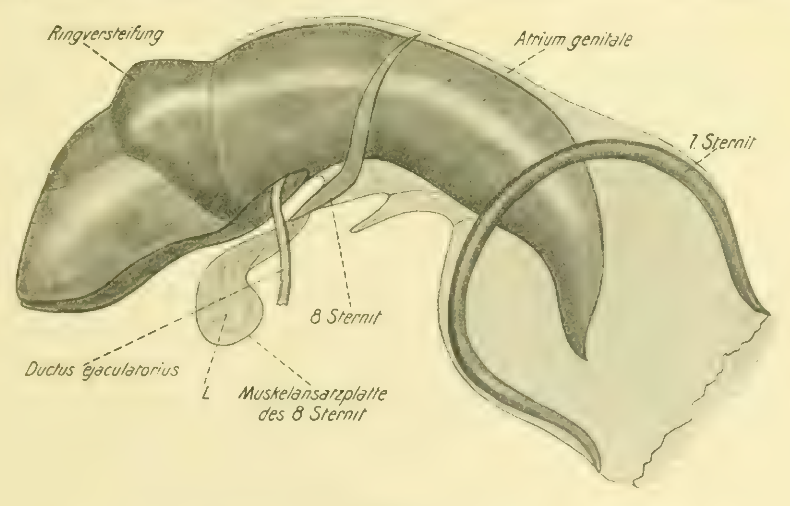
Während nun beim Weibchen das 9. Tergit eine einheitliche Platte bildet (Fig. 39 u. 45), ist es beim Männchen in zwei Hälften gespalten, die durch eine Zwischenhaut miteinander verbunden sind (Textfig. 16). In der Ruhestellung liegt die Platte so gefaltet, daß der innere Rand der rechten Hälfte über der linken liegt. Dadurch wird ein dichterer Abschluß der Kloakenöffnung erzielt (Textfig. 26). Entfaltete Kalilaugepräparate, von denen jede Spur von Muskeln entfernt ist, schnellen

wieder in die gefaltete Lage zurück, woraus man ersehen kann, daß in dem Chitin eine Spannung vorhanden sein muß, die eine automatische Faltung veranlaßt. Die beiden nach hinten und innen gerichteten Ecken der Platten sind mit Sinneshaaren besetzt (Textfig. 16).

Von der letzten sichtbaren, d. h. der 6. Ventralplatte, ist nichts weiter zu bemerken, als daß ihre Verbindungshaut zum nächsten (7.) Segment noch einen verhärteten Streifen besitzt, der sich dicht an ihren Rand anschließt. Diesen Rand habe ich bei allen von mir untersuchten Käfern gefunden. Er hat offenbar die Bedeutung, der Reibung des 8. Tergits auf der Zwischenhaut zwischen dem 6. und 7. Sternit Widerstand zu leisten.

b) Penis mit Atrium genitale und 7. und 8. Ventralplatte.

Das Atrium genitale ist eine feine durchsichtige Chitinhaut, die dorsalwärts dicht unter der Darmöffnung ansetzt, ventralwärts die Fortsetzung der am äußersten Rande versteiften Zwischenhaut der 6. Ventralplatte bildet (Textfig. 15). Sie umhüllt schlauchartig den ganzen



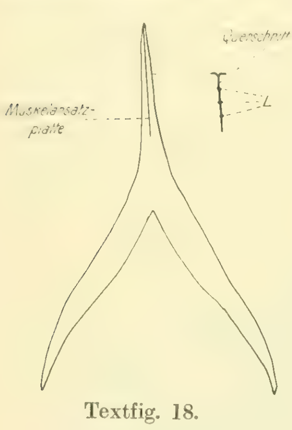
Textfig. 17.

Lina populi ♂: Chitinskelett des Copulationsapparates. Vergr. 20mal.

Penis und ist auf der Grenze zwischen dem oralen und mittleren Abschnitt mit ihm verwachsen (Textfig. 17 und 19), an der Stelle, wo der große Ringmuskel beginnt. Bei dem Präparat, nach dem Textfig. 17 und 19 gezeichnet ist, sind die Muskeln durch Kochen in Kalilauge entfernt, um den Bau des Chitinskeletes zu zeigen. Auf der Ventralseite ist in dem Atrium ein Chitinbogen eingelagert, die 7. Ventralplatte. Sie ist un-

gefähr halbkreisförmig, die Ecken leicht leierförmig nach außen gebogen (Textfig. 2, 17 u. 26). Im Querschnitt ist sie ungefähr kreisrund mit einer dorsalen Abflachung (Taf. I), an deren beiden Seiten das Atrium sich ansetzt. Vom 7. Sternit verläuft die Atriumwand ventralwärts zum 8. Sternit, ist also in dieser Strecke als Gelenkhaut zwischen dem 7. und 8. Sternit anzusehen.

Von unten her betrachtet, hat das 8. Sternit eine dreizipflige Gestalt (Textfig. 18). Die beiden aboralwärts gerichteten Zipfel laufen spitz aus und umringen kreisförmig den Penis von unten her, so daß sie beinahe auf der Oberseite einander berühren (Textfig. 17). Der dritte oralwärts gerichtete Zipfel ist mit einer Platte versehen, die senkrecht auf ihm steht und als Ansatzstelle für den großen Ringmuskel dient. Zu diesem Zwecke ist sie mit drei flachen Leisten versehen (Textfig. 17 u. 18, *L*). Die beiden halbringförmigen Seitenarme der Platte sind um ihre Längsachse etwas gedreht, damit sie beim Umgreifen des Penis diesem mit der Fläche anliegen können (Textfig. 17). Von der Seite gesehen, bilden sie mit dem Oralzipfel daher einen stumpfen Winkel. Auf der Unterseite des Penis ist das 8. Sternit direkt mit dem Penis durch eine kurze und dicke Gelenkhaut verbunden (Taf. I), auf der Oberseite jedoch ist das Atrium eine längere Strecke noch als dünne Zwischenhaut ausgedehnt, ehe es am Penis ansitzt (Textfig. 17 und Taf. I).

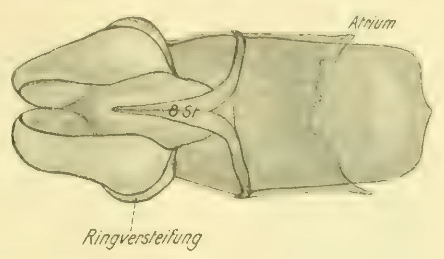


Textfig. 18.
Lina populi ♂: Achtes Sternit.
Vergr. 20mal.

An dieser Stelle ist in sie noch eine Ringversteifung eingelagert, von der später gesprochen wird (Textfig. 17 und Taf. I).

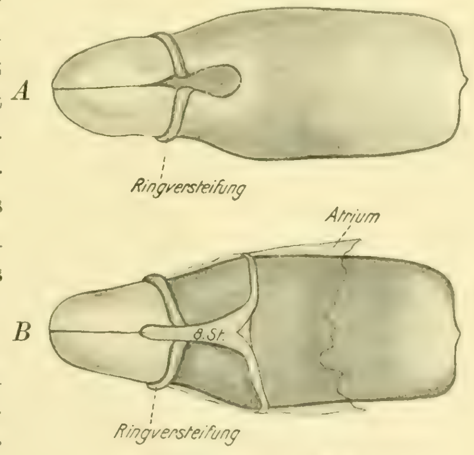
Der Penis besteht aus einer harten chitinigen Röhre, die ungefähr in der Mitte fast in einem rechten Winkel nach unten gebogen ist (Textfig. 17). In der Größe des Winkels finden sich kleine individuelle Unterschiede, wie schon aus dem Vergleich der Textfig. 17 mit Taf. I zu ersehen ist. Die Spitze ist noch einmal nach unten abgebogen, ihr äußerstes Ende zeigt jedoch wieder eine kleine Krümmung nach oben. Von der Seite betrachtet (Textfig. 17) ist der Penis in der Mitte ungefähr 1,00 mm breit und verjüngt sich aboralwärts zu einer Spitze. Oralwärts nimmt er erst noch ein wenig an Stärke zu und rundet sich am Ende ellipsoidisch ab. Von oben oder unten betrachtet ist der Penis mehr gleichmäßig breit (Textfig. 19 und 20). Die größte Breite zeigt er in der Mitte,

wo er von dem 8. Sternit umringt wird. Aboralwärts rundet er sich ab; nur das äußerste Ende spitzt sich zu. Der orale Abschnitt zeigt einen senkrechten Spalt, der auf der Unterseite tiefer ist als auf der Oberseite (Textfig. 19). Durch diesen Spalt wird der Penis in zwei symmetrische Hälften geteilt, und verschiedene Autoren haben sich veranlaßt gesehen, diesem zweiteiligen Stück einen diesbezüglichen Namen zu geben, je nach der Form, die die Objekte besaßen, welche die Autoren gerade vor sich hatten. So nennt LINDEMANN (1875) bei den Borkenkäfern die beiden Hälften: »Penisfüßchen«, VERHOEFF (1896) bei derselben Gruppe: »Femora« und bei den Coccinelliden (1895, 7): »Basalplatten«. Ich halte derartige Bezeichnungen für bedenklich, da dem vergleichenden Anatomen das Gewirr von Spezialbezeichnungen ganz außerordentlich die Arbeit erschwert. Bei vielen Käfergruppen zeigt der Penis überhaupt diese Form nicht. Es genügt daher vollkommen, zu sagen: »Das Oralstück des Penis ist senkrecht gespalten«. Die beiden Hälften sind hohl, und ihre Ränder passen genau aufeinander, wie aus Textfig. 20 zu ersehen ist. Zur Versteifung und zum Ansatz von Muskeln verläuft um das Oralstück ein dicker, unten nicht ganz geschlossener Chitinring, der in der Aufsicht beinahe schwarz aussieht (Textfig. 17, Taf. I). Streift man bei einem Kalilaugenpräparat das Atrium genitale oralwärts über den Penis hinweg, so gelingt es mitunter, die Ringversteifung mit abzuziehen. Wir sehen also daran, daß der Wulst eigentlich eine Verstärkung des Atriums ist. Die Atrialwand setzt



Textfig. 19.

Lina populi ♂: Penis von der Unterseite gesehen, der Spalt des oralen Teiles klaffend. Vergr. 16mal.

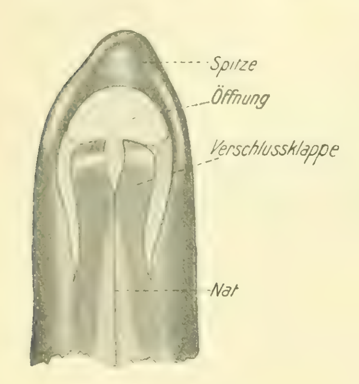


Textfig. 20 *A* und *B*.

Lina populi ♂: Penis von der Unterseite gesehen, der Spalt des oralen Teiles geschlossen. Bei *A* ist das achte Sternit abpräpariert. Vergr. 16mal.

sich demnach bis zum äußersten Oralende fort und geht dann direkt in den Penis über.

Die Spitze des Penis ist mit zahlreichen Sinneskörpern versehen, denen keine Haare aufsitzen (Taf. I). Auf die weitere Beschaffenheit dieser Organe will ich nicht näher eingehen und verweise daher auf die Arbeit von HOCHREUTHER (1912) über die »Hautsinnesorgane von *Dytiscus marginalis* L.«. Dort sind auch die Sinnesorgane des Penis beschrieben, die im großen und ganzen dieselben Verhältnisse zeigen, wie bei unserm Käfer.



Textfig. 21.
Lina populi ♂: Penisspitze von der Oberseite gesehen. Vergr. 27mal.

Über der Penisspitze liegt die Öffnung.

Diese ist mit einer besonderen Verschlußklappe versehen (Textfig. 21), die dadurch entsteht, daß die Chitinwand des Penis von der Öffnung her rechts und links geschlitzt ist, so daß eine Zunge stehen bleibt. Diese ist wieder in der Mitte gespalten, und ihre beiden Zipfel schlagen sich nach innen ein und berühren die gegenüberliegende Seite des Penis, sodaß auf diese Weise ein Abschluß erreicht wird (Taf. I). Zwischen beiden Zipfeln spannt sich eine Zwischenhaut, die sich ins Innere des Penis fortsetzt.

c) Rutenblase mit Praepenis.

Der Penis ist ausgekleidet mit einem sackartigen Gebilde, dessen Rand sich unmittelbar an die Penisöffnung anschließt und das in zahlreichen Falten liegt (Taf. I und Textfig. 22): die Rutenblase. Bereits SUCKOW (1828) kennt sie, aber nur soweit, als sie mit ihrem spitzen Ende aus dem Penis herausragt[1]. Er bezeichnet die Blase als Rute, den Penis als »knöcherne Kapsel«. 1837 gelangte v. SIEBOLD durch einen Irrtum zur Aufstellung des terminus: »Rutenblase«. Er fand beim Maikäfer in dem befruchteten Weibchen die Spermatophore und glaubte in ihr die abgerissene Rute des Männchens zu sehen. Er sagt darüber: »Die Art und Weise, wie die männlichen Zeugungsteile in die weiblichen eingestülpt werden, läßt ein Herausziehen der unversehrten

[1] Z. B. auch bei *Clytra* (Textfig. 51).

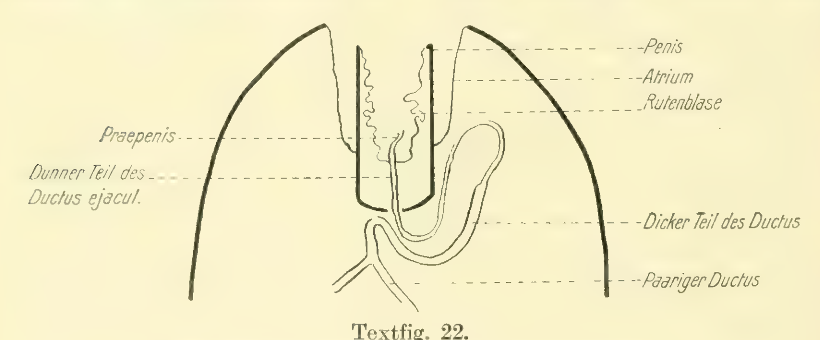
Rute durchaus nicht zu. Es wird nämlich, nachdem die hornige Rutenkapsel des männlichen Maikäfers in die Vagina eingedrungen ist, die in jener Kapsel verborgen liegende häutige Blase (eigentliche Rute) so in die Bursa copulatrix eingestülpt, daß die äußere Wand dieser blasenartigen Rute die innere Fläche der Begattungstasche genau an allen Stellen berührt. Dieser blasenartige Körper ist es nun, welcher vom Männchen nach vollendetem Coitus abreißt und in der Begattungstasche des Weibchens zurückbleibt. — Unmöglich kann das Männchen die so stark ausgedehnte Rutenblase aus der engen Mündung der Bursa copulatrix wieder herausziehen. Die Wände der Blase sind überdies sehr dünn, daß ein Zerreißen derselben leicht möglich wird.« Die erste richtige Beschreibung der Rutenblase gibt uns STEIN (1847) in seiner Monographie über die weiblichen Geschlechtsorgane. Dort sagt er (S. 87): »Ich empfehle besonders die kleinen Laufkäfer und Staphylinen, ferner die Cassiden, Aphodien, Chrysomelen und selbst die größeren Silphen. Doch darf man nicht jeden beliebigen Käfer wählen, da bei vielen die Rutenblase ganz fehlt, wie z. B. bei den Elateren, Hydrocanthariden und Hydrophiliden. Bei den zuerst genannten Käfern bilden die häutigen Wandungen der ausgestülpten Rutenblase die unmittelbare Fortsetzung der hornigen Wandungen der Rutenkapsel[1], die Rutenblase ist an ihrem freien Ende zugerundet, aber nicht geschlossen, sondern in der Mitte geöffnet. Der Rand dieser Öffnung ist bisweilen noch besonders ausgestaltet, z. B. bei *Cassida equestris,* wo auf der Öffnung ein kurzer horniger Trichter aufgesetzt ist. Die eingezogenen Ränder der Öffnung gehen unmittelbar in die Epithelialhaut des Samenausführungsganges über[2]. Der größere Teil des letzteren liegt in der Bauchhöhle, das hintere Ende aber tritt in die Rutenkapsel ein und durchläuft die ganze Achse derselben und die Rutenblase, um am Orificium der Rutenblase in die Wandungen derselben überzugehen. Wird die Rutenblase in die Rutenkapsel zurückgezogen, so rückt der Samenausführungsgang weiter in die Leibeshöhle zurück, während das hinterste Ende der Rutenblase in den vorderen Teil der Rutenkapsel oder auch selbst noch in die Leibeshöhle zu liegen kommt. Wo die Rutenblase fehlt, da gehen die Wandungen des Samenausführungsganges unmittelbar in den Hinterrand der Rutenkapsel über. An die innere Wand der Rutenblase setzen sich zahlreiche Muskeln an, die von der inneren Wand der Rutenkapsel entspringen und die dazu dienen, die ausgestülpte Rutenblase

[1] Rutenkapsel nennt STEIN in Anlehnung an v. SIEBOLD das, was im folgenden als Penis bezeichnet wird.

[2] Vgl. zu diesem und dem folgenden Textfig. 22 u. 23 u. Taf. I.

wieder in die Rutenkapsel zurückzuziehen. Die äußere Fläche der Rutenblase ist stets mit dichtgedrängt stehenden Stachelborsten oder mit abgerundeten Schuppen, oder andern Bewaffnungen besetzt, wie sie an allen Epithelialhäuten so gewöhnlich vorkommen.«

Leider hat STEINS Arbeit nicht immer die Beachtung gefunden, die sie verdient; sonst hätte VERHOEFF (1893,9) — S. 143 — nicht vom Ductus ejaculatorius der Chrysomeliden schreiben können: »Er bleibt im Penis und liegt in demselben fest, wobei er an dessen Spitze, oder über, oder unter demselben münden kann.« Auch J. WEISE (1894,12) — S. 155 —, der ihn auf diesen Irrtum aufmerksam macht, weist nicht auf diese Beschreibung STEINS hin. In einem späteren Aufsatze (1895,6), in dem VERHOEFF die Anregungen WEISES verwendet, gibt er nunmehr eine schematische Skizze, die das Herausstülpen des »Ductus« (den wir in dieser entwickelten Form mit v. SIEBOLD und STEIN als »Rutenblase« bezeichnen) veranschaulichen soll. Diesen erweiterten Ductus nennt



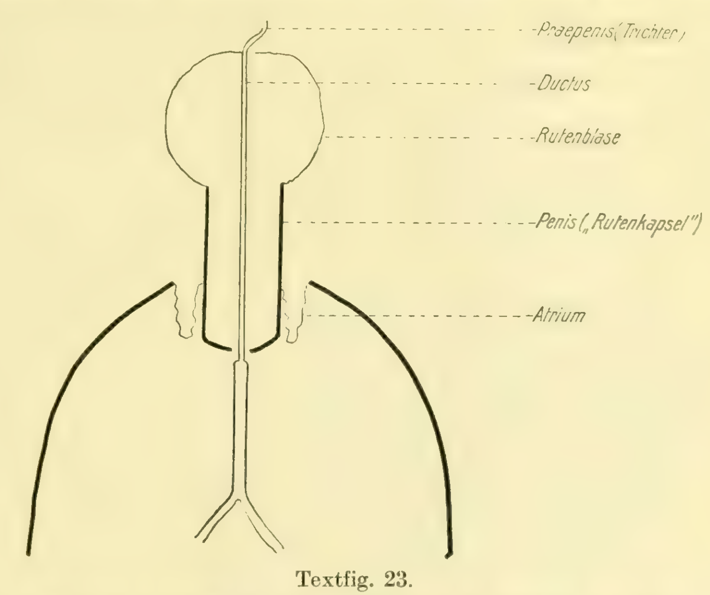
Textfig. 22.

Lina populi ♂: Schema für den Penis in der Ruhelage.

VERHOEFF »Präputium«, obwohl bereits 1832 BURMEISTER diesen Namen für das Atrium genitale eingeführt hat[1]. In der in demselben Jahre erschienenen Arbeit über das Abdomen der Coccinelliden bezeichnet er die Rutenblase als »Präputialsack«, dem er speziell wieder bei den Coccinelliden den Namen Siphonalhaut beilegt (1895, 7). In den Arbeiten von BOAS (1893) und BLUNK (1912) finden wir die Rutenblase vom Maikäfer und Gelbrand beschrieben, bei ersterem unter der Bezeichnung: vésicule de la verge, in der zweiten unter dem Namen »Deckapparat«. Da sowohl *Melolontha* wie *Dytiscus* bei der Begattung Spermatophoren absetzen, so hat die Rutenblase bei diesen Tieren ihre

[1] Um weiteren Mißverständnissen vorzubeugen, habe ich diese Bezeichnung nicht beibehalten können und habe daher den Namen »Atrium genitale« verwendet.

besondere Ausbildung erfahren, von deren Beschreibung wir hier absehen müssen. Die beste Darstellung, auf die wir zurückgreifen können, ist mithin die von STEIN. Sie zeichnet richtig den Normaltypus, und ich brauche daher für unser Tier nur die Besonderheiten hervorzuheben. Wie auf dem schematisierten Querschnitt durch den Penis (Textfig. 25) ersichtlich, liegt die Rutenblase in zahlreichen Falten, die ungefähr bilateral symmetrisch angeordnet sind. Aus diesen Schnittbildern die Gestalt der prallen Blase zu rekonstruieren, erwies sich als unmöglich. Aus dem

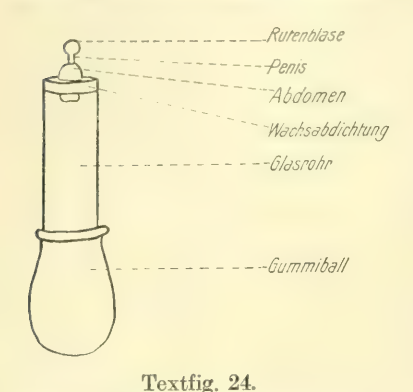


Textfig. 23.

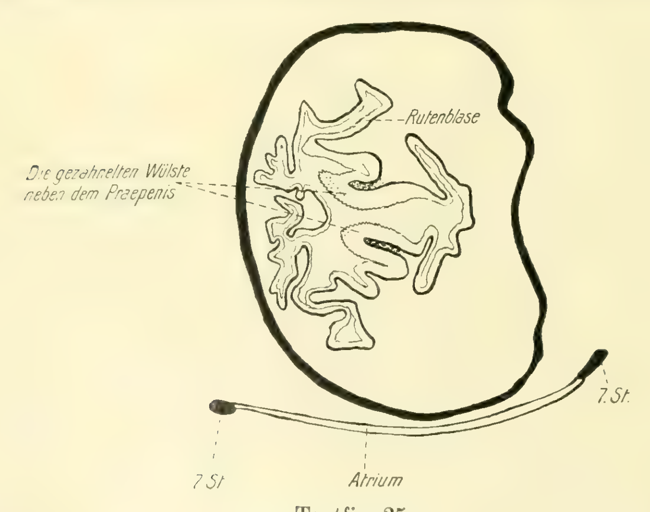
Lina populi ♂: Schema für den erigierten Penis mit entfalteter Rutenblase.

Längsschnitt (Taf. I) ist nur soviel zu ersehen, daß die untere Partie faltenreicher liegt als die obere; die ausgestülpte Rutenblase sich daher nach der oberen Seite zu wölben wird. Um nun die genaue Gestalt der Blase feststellen zu können, versuchte ich, die Tiere während der Copula abzutöten, sodaß die ausgestülpte Rutenblase ihren Zustand beibehielt. Dies glückte mir jedoch für diese Versuche nie. Bei Übergießen mit kochendem Sublimatalkohol ließen die Käfer augenblicklich los. Bei Einwirkung von Blausäuredämpfen blieben zwar die Tiere meist aufeinander sitzen, die Rutenblase wurde aber in das Innere des Penis zurückgezogen, wie sich hinterher herausstellte, auch wenn der Penis selbst in der Scheide des Weibchens blieb. Auch beim Herauspräparieren der Blase ließ sich ihre Gestalt nicht feststellen. Da nun allgemein angenommen wird, daß bei der Copula der Blutdruck zum

Ausstoßen des Penis beiträgt, suchte ich diesen auf mechanischem Wege zu erhöhen. Ich trennte zu diesem Zwecke von einem betäubten Tiere den Kopf ab und befestigte es mit Wachs so in einem Glasröhrchen, daß das Abdomen aus der Öffnung herausragte. Am andern Ende der Öffnung wurde ein Gummiball angebracht (Textfig. 24). Durch Komprimieren des Balles drückte die Luft auf das Blut, und dieses trieb wiederum den Penis aus dem Atrium heraus und entfaltete die Rutenblase zu ihrer vollen Gestalt. Dieser Versuch gelingt jedoch nur, wenn der Körper ganz luftdicht in dem Röhrchen eingeschlossen ist. Die Einrichtung bietet den Vorteil, daß man durch Nachlassen des Druckes die Rutenblase und den Penis wieder zurücktreten lassen und den ganzen Vorgang beliebig oft wiederholen kann. Da es aber sehr selten gelingt, einen wirklich luftdichten Abschluß herzustellen, so bediente ich mich



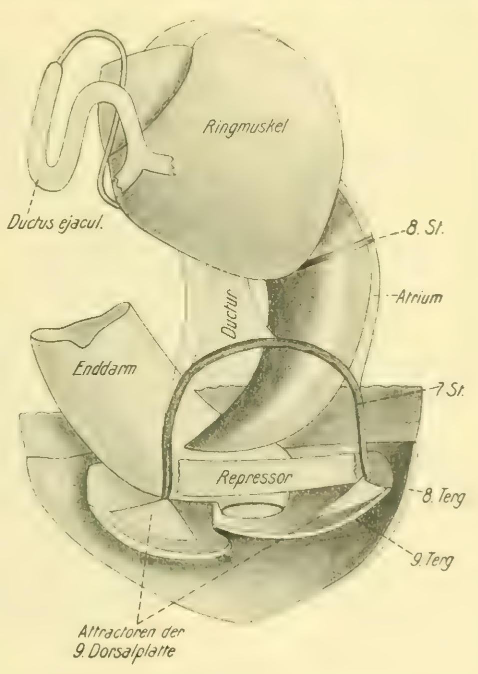
Textfig. 24.
Apparat zur künstlichen Erhöhung des Blutdruckes.



Textfig. 25.
Lina populi ♂: Querschnitt durch den Penis. Vergr. 67mal.

später des einfacheren Verfahrens. Ich schob von einem betäubten Tiere die Flügel beiseite und drückte leicht mit zwei Fingern rechts und links auf die Rückenseite und konnte so nach einiger Übung dieselbe

Wirkung erzielen. Um die Rutenblase in der gewünschten Lage zu fixieren, umwickelte ich das Abdomen mit einem Streifen von knetbarem Wachs, eine Vorrichtung, die oft länger als 1 Stunde wirksam blieb. Freilich glückte auch dies Verfahren erst nach sehr vielen vergeblichen und zeitraubenden Versuchen. Man hat dabei besonders darauf zu achten, daß der Käfer nicht äußerlich beschädigt wird, auch nicht an Flügeln oder Beinen, da das Blut beim Druck aus der kleinsten Öffnung herausquillt. Doch gelang es mir noch z. B. bei abgerissener Tarse, die Wunde durch Ausbrennen mit einer glühenden Nadel zu schließen. Zur Narkose der Tiere verwandte ich Äther oder Chloroform. Der Vorgang, den ich bei dieser Technik beobachten konnte, war folgender: Zuerst erschien die Penisspitze, und dann schob sich der ganze Penis aus dem Atrium, die Spitze im Bogen nach unten und vorn wendend. War der Penis in seiner ganzen Länge herausgetreten, dann hob sich die Verschlußplatte von der Penisöffnung, und die Blase quoll hervor und entfaltete sich zu ihrer charakteristischen Gestalt, die uns die Textfig. 27 veranschaulicht. Sie wölbt sich über die Oberseite des Penis hinaus und hat verschiedene Zipfel und Ausbuchtungen. Das Heraustreten des Penis und der Rutenblase sollen die schematischen Textfig. 22 und 23 erläutern.

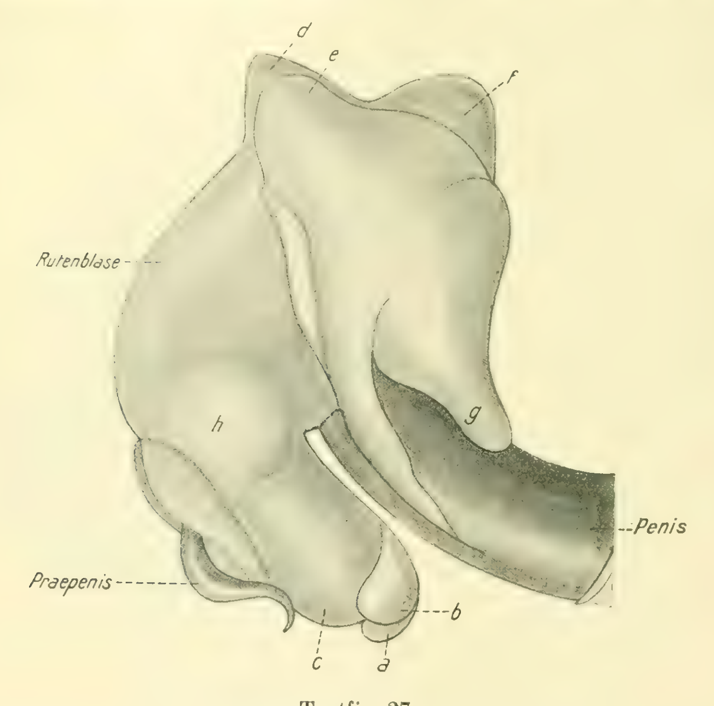


Textfig. 26.

Lina populi ♂: Penis mit letzten Abdominalplatten von der Ventralseite gesehen. (Die Segmenthäute sind entfernt.) Vergr. 16mal.

Im Grunde der nicht ausgestülpten Blase ist ein S-förmiges Chitinstück angebracht, dessen breite Basis ein Stück der Wand selbst bildet, während die Spitze hakenförmig frei in das Lumen hineinragt (Taf. I). Dieser Haken aber ist durchbohrt und bildet das Mundstück des Ductus ejaculatorius, der an seiner Basis in das Chitinstück eindringt. Es ist

mit dem Stück identisch, das STEIN bei *Cassida equestris* als trichterförmigen Aufsatz bezeichnet, LINDEMANN (1875) bei den Scolitiden als Penisrinne und VERHOEFF (1895) bei den Coccinelliden als Sipho, — KERSCHNER (1913) neuerdings gar als Penis. (Wie ich später noch erörtern muß, beruht dies auf einer Mißdeutung der erschienenen Literatur.) Da ich dies Organ bei allen von mir untersuchten Käfern konstatieren konnte, die keine Spermatophoren bilden, aber auch nur bei sol-



Textfig. 27.
Lina populi ♂: Aboraler Teil des Penis mit ausgestülpter Rutenblase. Vergr. 20mal.

chen, und zwar immer an dem äußersten Ende des Copulationsapparates, so habe ich es als Präpenis bezeichnet.

Der Präpenis sitzt auf der ausgestülpten Rutenblase zwischen zwei Wülsten, deren Stachelbekleidung besonders kräftig entwickelt ist, so daß sie schon bei schwächerer Vergrößerung wahrzunehmen ist (Textfig. 25 und 27). Die Zähnchen, die die übrige Blasenwandung bekleiden, sind bedeutend kleiner, und ihre mehr oder weniger feinen Spitzen sind im erigierten Zustande der Blase oralwärts gerichtet, so daß sie während der Copula als Widerhaken dienen können.

Auf Taf. I lassen sich bei der Doppelfärbung: Hämatoxylin, Orange G, verschiedene Arten des Chitins unterscheiden, deren Verteilung hier geschildert werden soll, da auch sie mit zum Verständnis des Apparates beitragen. Wir haben da zu unterscheiden:

1. Chitin mit eigener Farbe vom hellen Gelb bis zum Braun;
2. Chitin, das sich bei unsrer Färbung mit Hämatoxylin blau färbt, und das ich hier der Kürze halber als blaues Chitin bezeichnen will;
3. Chitin, das mit sauren Anilinfarben tingiert, auf unserem Schnitt also mit Orange G, das ich kurz Acido-Chitin benennen will.

Das Chitin mit Eigenfärbung zeigt sich da, wo eine große Festigkeit und Elastizität verlangt wird. Wegen seiner Festigkeit genügt oft schon eine ganz dünne Schicht, so an der Wandung der Penisunterseite. In der Nähe der Spitze kann man zwei Schichten unterscheiden: unter der dünnen sattgelben Schicht beginnt eine hellere, die in der Spitze eine ziemliche Stärke erreicht, da dieser Teil eine besondere Festigkeit haben muß. Wir finden die beiden Schichten an der Spitze von den Sinnesorganen durchbohrt. Diese Zweischichtung finden wir auch auf der Oberseite. Wir können sie verfolgen bis zum Ringwulst. Dort hört die dunklere Außenschicht auf, und nur die hellere setzt sich unter dem Ringwulst fort. Das Chitin dieses Wulstes hat eine gelbe Färbung. Nur die Breitseite, die dem Penis zugekehrt ist, ist dunkelbraun. Aus gelbem Chitin besteht ferner der Präpenis mit Ausnahme der Spitze, die 7. und die 8. Ventralplatte.

Die mit Hämatoxylin färbbare Art scheint dem Chitin mit Eigenfärbung nahe verwandt, da wir stets Übergänge wahrnehmen können[1]. Wir finden aus ihm bestehend das orale Ende des Penis, eine Schicht unter der Penisverschlußklappe und die Spitze des Präpenis, ferner die Wandungen des Ductus ejaculatorius.

Das Acido-Chitin setzt sich deutlich von dem gelben und blauen Chitin ab. Wir haben bei ihm einen einheitlichen Farbton, der sich gleichmäßig über die Schicht verteilt. Aus ihm bestehen die Wandungen der Rutenblase und das Atrium genitale.

Wenn wir die drei Arten auf ihre Stabilität hin miteinander vergleichen, wie dies an den einzelnen Teilen eines Kalilaugepräparates

[1] Auf Schnitten durch den Kaumagen von *Dytiscus* konnte ich feststellen, daß sich zwischen den Chitinmutterzellen und dem gelben Chitin eine homogene blaue Chitinschicht befand. Wir haben in dem blauen Chitin also anscheinend eine unausgereifte Form des gelben vor uns.

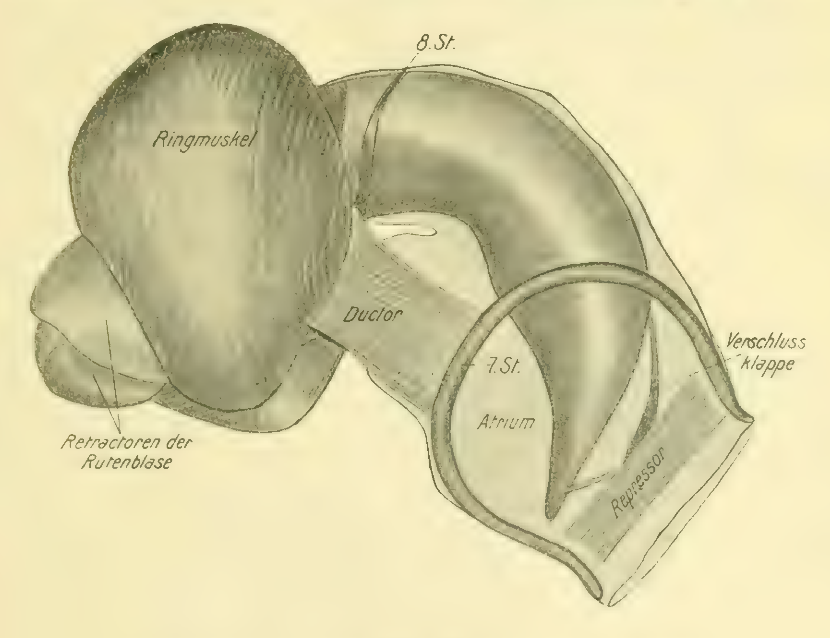
leicht möglich ist, so finden wir, daß das blaue Chitin elastisch ist, aber weicher wie das gelbe; während das Acido-Chitin nur geringe Elastizität aufweist, sondern weich und faltbar ist, auch wenn es, wie in der Rutenblase, eine ziemliche Dicke aufweist. Die verschiedenen Farbtöne des Chitins mit Eigenfärbung zeigen einen verschiedenen Härtegrad an: Je dunkler das Chitin, desto fester und spröder, je heller, desto weicher und elastischer. Die dunklere Schicht finden wir auf der Außenfläche, die hellere nach innen zu. Auch beim Ringwulst finden wir dies Prinzip durchgeführt, wenn wir uns vorstellen, daß er dem Atrium angehört, die Außenseite also die dem Penis zugekehrte ist.

Über die Muskulatur des Penis und seine Funktion.

In der Muskulatur des männlichen Copulationsapparates zeigt sich bei verschiedenen Gattungen eine so große Verschiedenheit, daß ich darauf verzichten muß, Homologien mit den andern Gruppen festzustellen und die Nomenklatur von andern beschriebenen Arten (*Melolonta* — Boas 1892 —, *Dytiscus* — Demandt 1912— und *Coccinella* — Verhoeff 1895 —) zu übernehmen. Gelingt es, Muskeln als morphologisch homolog aufzuweisen, so hat sich zum Teil die Funktion verschoben; und analoge Funktionen werden zum Teil von andern Muskeln ausgeführt. Die Nomenklatur, die ich für die Muskeln bringe, macht daher keinen Anspruch auf allgemeine Gültigkeit, sondern dient nur unsrer Beschreibung.

Wir betrachten zuerst die Muskeln im Innern des Penis, die Retractoren der Rutenblase (Taf. I). Diese sind einerseits an der Rutenblase befestigt, anderseits am oralen Ende des Penis und dienen dazu, die Rutenblase nach beendeter Begattung ins Innere des Penis zurückzuziehen. Sie zerfallen in sechs Bündel, die wieder zu Paaren angeordnet sind (Textfig. 32). Wir wollen die Paare mit I, II und III bezeichnen. I und II verlaufen von der Wandung der Rutenblase bis zur Innenwand des Oralstückes (Taf. I). Paar III tritt jedoch aus dem Penisspalt heraus und verläuft zwischen Peniswand und dem schon oben kurz erwähnten Ringmuskel außen um das orale Ende dorsalwärts herum und setzt sich an den Ringwulst an (Textfig. 32, 33). Am äußersten Oralende, das vom Ringmuskel nicht mehr bedeckt ist, wird es auf Textfig. 28 frei sichtbar, wie es aus der Spaltöffnung heraustritt und zur Oberseite des Penis herumläuft (s. auch Textfig. 33). Diese Verlängerung der Muskelfasern dient offenbar dazu, ihre Dehnbarkeit zu erhöhen, die beim Ausstülpen der Blase ja sehr in Anspruch genommen werden muß. Die Blasenpartie unter dem Präpenis ist frei von Muskeln (Taf. I).

Das Austreiben der Rutenblase bewerkstelligt, wie schon oben erwähnt, der erhöhte Blutdruck. Dieser wird bekanntlich durch die Kontraktion der Longitudinal- und Transversalmuskeln des Abdomens erzeugt. Da nun eine Copula viele Stunden dauern kann, so würde der ununterbrochen starke Blutdruck eine Stockung der übrigen Körperfunktionen hervorrufen, zumal die Abdominalmuskulatur auch die Atembewegung auszuführen hat, wenn nicht ein Muskel vorhanden wäre, der die in den Penis eingetretene Leibesflüssigkeit zurück-



Textfig. 28.

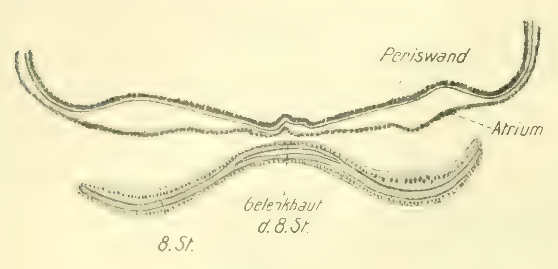
Lina populi ♂: Copulationsapparat mit Muskulatur. Vergr. 20mal.

hielte. Diese Funktion hat, wie ich zeigen möchte, der große Ringmuskel (Textfig. 28), den wir schon eingangs erwähnt haben.

Es ist bemerkenswert, daß diesen Muskel schon Suckow (1828) gesehen und seine Funktion richtig erkannt, oder vielmehr geahnt hat. S. 251 sagt er: »Der hintere Teil (des Penis) zeigt eine bedeutende Anschwellung, die öfters durch eine Furche zweiteilig wird, und deutet den Bulbus cavernosus höherer Tiere in seinen ersten Umrissen an.«

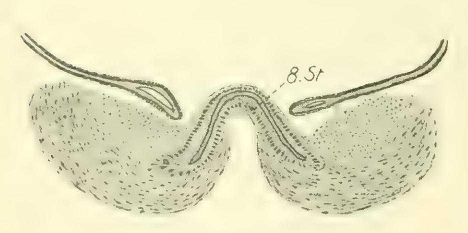
Dieser Muskel besteht aus zwei Hälften, von denen jede vom Ringwulst ausgehend im Bogen um das orale Ende herumläuft und am oralen Ansatz des 8. Sternit befestigt ist. Wie aus Textfig. 33 zu ersehen, ist er nicht ganz symmetrisch gebaut. Auf der rechten Seite ist er an der gan-

zen Breitseite der Ansatzplatte befestigt, links nur an der oberen — d. h. der dem Penis zugekehrten — Hälfte. Durch seine Kontraktion werden die beiden Seitenhälften des Oralstückes gegeneinander gepreßt; Textfig. 19 u. 20 veranschaulichen uns dies. Bei Textfig. 19 klaffen die Ränder der beiden Hälften des Oralstückes auseinander. Es ist die Ruhelage des Penis, die auch auf Textfig. 33 ersichtlich. Textfig. 20 *A* zeigt den Penis mit abpräpariertem 8. Sternit, um zu veranschaulichen, wie die Ränder genau aufeinander passen. Es bleibt nur eine längliche Öffnung frei, durch die der Ductus ejaculatorius in das Innere des Penis eindringt. Auf diese Öffnung paßt genau das 8. Sternit (Textfig. 20B). Bei Kontraktion des Ringmuskels werden nicht nur die Ränder der beiden Hälften aufeinander gedrückt, sondern auch das 8. Sternit auf die Öffnung gepreßt, sodaß der Penis dann einen allseitig geschlossenen Hohlkörper bildet. Daß tatsächlich ein solcher Verschluß zustande kommt, zeigen die vier Querschnitte (Textfig. 29 bis 32). Textfig. 29 zeigt den Penis aboralwärts des Spaltes. Weiter vorn (Textfig. 30) tritt die winklig gebogene Platte in die Spalt-



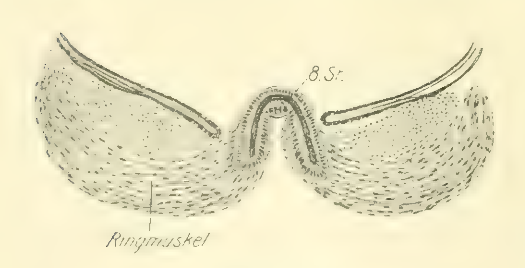
Textfig. 29.

Lina populi ♂: Frischgeschlüpftes Tier: Querschnitt durch die Unterseite des Penis und des achten Sternits aboralwärts des Spaltes. Vergr. 47mal.



Textfig. 30.

Lina populi ♂: Frischgeschlüpftes Tier: Querschnitt durch die Spaltöffnung des Penis und das achte Sternit. Vergr. 47mal.

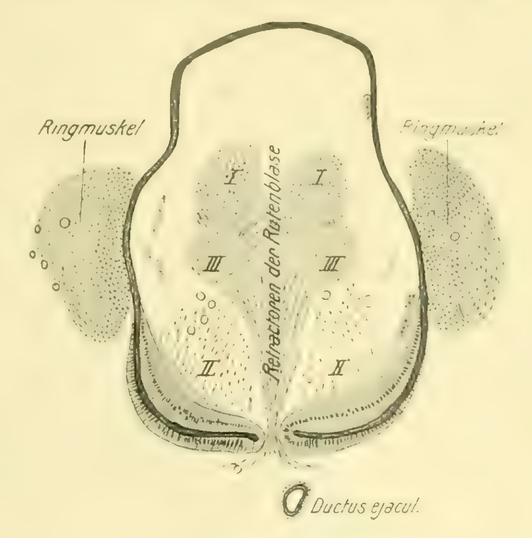


Textfig. 31.

Lina populi ♂: Frisch geschlüpftes Tier: Querschnitt durch die Spaltöffnung und das achte Sternit, etwas weiter oralwärts, als bei Fig. 30. Vergr. 47mal.

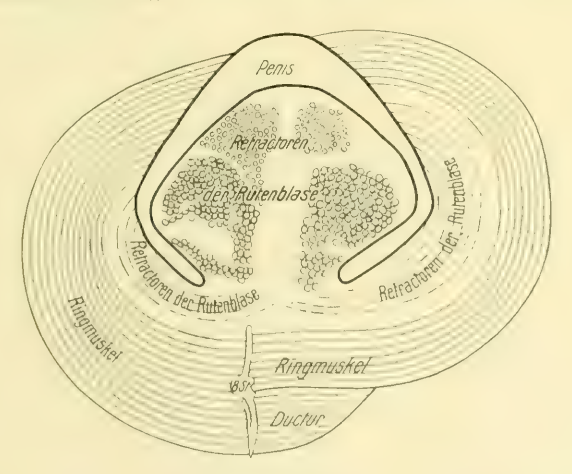
öffnung. Bei Textfig. 31 ist der Winkel der 8. Platte noch spitzer infolge des schmaleren Spaltes; und weiter oralwärts bei Textfig. 32 treffen die Spaltränder einander. (Die Schnitte stammen von einem frisch geschlüpften Exemplar; das Chitin ist noch schwach entwickelt, dafür zeigen die Mutterzellen zum Teil noch eine außerordentliche Länge.)

Ein dritter Muskel, der **Ductor penis**, verbindet das 8. Sternit mit dem 7. (Textfig. 2, 26, 28.) Da nun das 8. Sternit durch die Gelenkhaut und den Ringmuskel innig mit dem Penis verwachsen ist, so wird durch Kontraktion des Ductors der Penis



Textfig. 32.

Lina populi ♂: Frisch geschlüpftes Tier: Querschnitt durch den Penis oralwärts des achten Sternits. Vergr. 47mal.



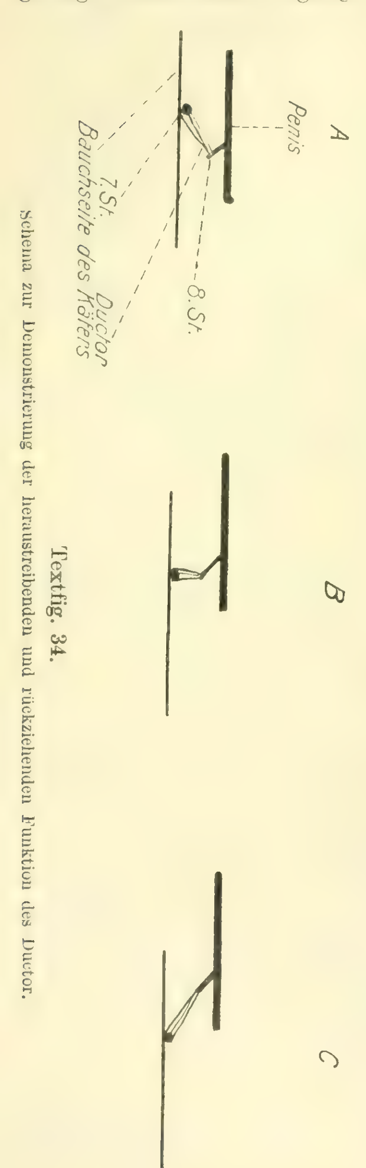
Textfig. 33.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den Penis mit achtem Sternit und Muskulatur. Vergr. 30mal.

aboralwärts gezogen, bis sich das 7. und 8. Sternit einander so weit genähert haben, daß für den Muskel der »tote Punkt«[1] erreicht ist und

[1] S. unten.

die Penisspitze eben in der Öffnung des Atriums erschienen ist. Diese geringe Rückwärtsbewegung des Penis stellt die eine Funktion des Ductors dar. Da nun ferner der Penis in der Ruhelage auf der Seite liegt, so befindet sich die orale Ansatzstelle des Muskels auch seitlich (Textfig. 2 und 26), die aborale jedoch ungefähr symmetrisch zur Medianebene des Körpers am festliegenden 7. Sternit (Textfig. 2 und 26). Durch Kontraktion des Ductors muß also gleichzeitig der Penis um seine Längsachse gedreht werden. Wenn auch eine Drehung von 90° nicht vollkommen von dem Muskel erreicht wird, da die Ansatzstelle am 7. Sternit nicht ganz in der Mitte liegt (davon später), so genügt diese Drehung doch schon, da die weitere Ausrichtung des Penis durch die Form der Kloake bewirkt wird.



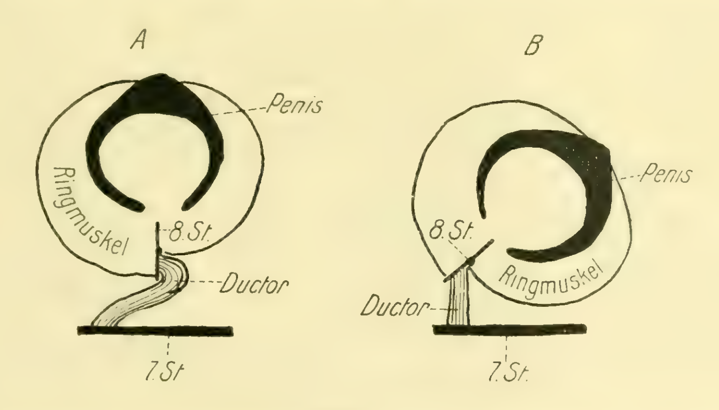
Textfig. 34.
Schema zur Demonstrierung der heraustreibenden und rückziehenden Funktion des Ductor.

Diese Funktion der Drehung ist bei unserm Tier die Hauptaufgabe dieses Muskels. Die Austreibung des Penis hat ja in erster Linie der Blutdruck zu besorgen, da der Ductor bereits seinen toten Punkt erreicht hat, wenn dessen Spitze eben erst in der Geschlechtsöffnung erschienen ist. Trotzdem wird dadurch auch jene erstgenannte Funktion des Ductors nicht erübrigt, denn da der Blutdruck gleichzeitig auf die übrigen Organe wirkt, so erscheint leicht der Enddarm in der Kloakenöffnung, wenn diese nicht schon vorher von der Penisspitze ausgefüllt ist; ein Vorgang, den ich immer wieder experimentell feststellen konnte: Bei künstlicher Erhöhung des Blutdruckes stülpte sich in der Regel zuerst der Enddarm heraus. Dies geschah jedoch nie, wenn zufällig zuerst der Penis in der Kloake sichtbar wurde.

Beim weiteren Austreiben des Penis durch den Blutdruck schiebt

sich das Oralstück des Penis über das 7. Sternit hinaus (das Atrium zeigt daher in der Gegend des 7. Sternits eine so große Weite und Faltung (Taf. I), daß das dicke orale Ende darin Platz finden kann).

Textfig. 34 veranschaulicht die drei Stellungen des 7. und 8. Sternits zueinander ohne Rücksicht auf die Drehung des Penis um seine Längsachse. *A* zeigt die Ruhestellung. Das 8. Sternit liegt mit dem oralen Teile des Penis oralwärts vom 7. Sternit. Der Ductor ist gedehnt. *B*: Der Ductor hat sich bis zu seinem toten Punkt kontrahiert und dadurch den Penis so weit aboralwärts gezogen, daß er mit der Spitze aus dem Atrium heraussieht. Bei *C* ist der Penis durch den Blutdruck ganz ausgetrieben, und die Spitze der 8. Platte lagert aboralwärts zur 7. Der Ductor ist also jetzt nach der entgegengesetzten



Textfig. 35.

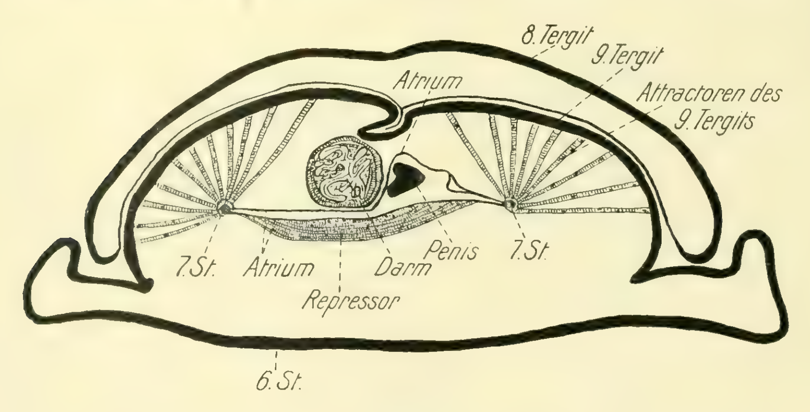
Schema zur Veranschaulichung der Rückwärtsdrehung des Penis durch den Ductor.

Seite gespannt und ist nunmehr imstande, nach vollendeter Copula den Penis wieder so weit zurückzuziehen, bis der Muskel wieder seinen toten Punkt erreicht hat.

Die Seitwärtsdrehung beim Rücktreten des Penis wird wieder vom Ductor bewirkt, und zwar dadurch, daß er nicht in der Mitte, sondern rechtsseitig am 7. und linksseitig am 8. Sternit angewachsen ist. Da nun das 7. Sternit fest im Körperinnern liegt, so bekommt der Penis gleich beim Zurückziehen die erste seitliche Neigung, wie es uns Textfig. 35 *A* und *B* veranschaulicht. Zur vollkommenen Drehung zwingt dann den Penis erst der abgeflachte Körper des Tieres, sowie die Faltung des Atriums.

Der Muskel, der das völlige Zurücktreten des Penis bewirkt und den ich daher den Repressor penis nenne, verbindet die beiden Schenkel

des 7. Sternits miteinander (Textfig. 2, 26, 28). Er ist aber nicht an den Schenkeln selbst befestigt, sondern an der dazwischen gespannten Atriumshaut (Textfig. 28, 36). Durch seine Kontraktion wird das Atrium, das den Penis dicht umspannt, ventral gefaltet und hierdurch sein Lumen so verengt, daß es auf die Penisspitze einen Druck ausübt. Weil nun das Penisende konisch verjüngt ist, so steht seine Oberfläche schräg zur Druckrichtung, und man kann den Druck in zwei Komponenten zerlegen, von denen die eine den Penis vollends ins Körperinnere zurückdrängt. Nach Vollendung der Copula ziehen zwei Attractoren der 9. Dorsalplatte (Textfig. 26 und 36) diese wieder gegen die Kloake und verschließen die Öffnung gegen außen. Diese Attractoren gehen von den beiden Schenkeln der 7. Ventralplatte aus und verlaufen von dort radiär bis zur Innenwandung der 9. Dorsal-



Textfig. 36.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch das Ende des Abdomens. Vergr. 40mal.

platte, zwischen sich den Raum für den Enddarm freilassend. Da die 9. Dorsalplatte (Textfig. 26) die ganze Kloake überdeckt (Textfig. 15), somit auch die Afteröffnung, so müssen diese Muskeln ebenfalls nach jeder Ausstoßung von Fäcalien in Kraft treten.

Wir haben also fünf Muskeln, die den ganzen komplizierten Copulationsvorgang bewerkstelligen, abgesehen von der Muskelarbeit der abdominalen Körpermuskulatur:

1. die Retractoren der Rutenblase,
2. den großen Ringmuskel,
3. den Ductor penis,
4. den Repressor penis und
5. die Attractoren der 9. Dorsalplatte.

Ein verhältnismäßig geringer Muskelaufwand bei so kompliziertem Mechanismus. Das tritt uns besonders beim Ductor penis entgegen, der nicht weniger als vier verschiedene Funktionen zu verrichten hat und dem ich daher einen so allgemeinen Namen beilegen mußte. Die Funktionen des Ductors sind:

1. den Penis in die symmetrische Lage zu bringen,
2. ihn in die seitliche Lage zurückzudrehen,
3. den Penis herauszuziehen,
4. ihn wieder zurückzuziehen.

Soviel ich weiß, ist eine derartige Menge von Funktionen eines einzigen Muskels noch nicht bekannt geworden. Das Merkwürdigste daran ist, daß er in zwei Tätigkeiten sein eigener Antagonist ist. Dies ist allerdings nur dadurch möglich, daß er durch andre mechanische Wirkungen unterstützt wird (Blutdruck, Körperform, Spannung des Chitins und andre Muskelkraft). Er übt also in beiden Fällen seine Kraftwirkung nur bis zu seinem toten Punkt aus und muß durch andre Kräfte über diesen hinausgebracht werden, um von neuem seine Arbeitsleistung erfüllen zu können.

Zum Schluß dieses Kapitels wollen wir noch als das Endresultat unsrer Untersuchungen das Zusammenwirken dieser Muskeln vom Beginn der Copula bis zur Beendigung im Zusammenhang betrachten:

Zuerst dreht der Ductor den Penis in die symmetrische Lage und läßt dabei die Spitze in der Mündung des Atriums erscheinen, worauf durch Kontraktion der Hinterleibsmuskulatur der Blutdruck so erhöht wird, daß er nicht nur den Penis ganz aus dem Körperinnern heraustreibt, sondern auch die Rutenblase in der Scheide des Weibchens zu seiner vollen Entfaltung bringt. Ist dies geschehen, so schließt der Ringmuskel die Öffnung ab, durch die das Blut ins Innere des Penis eingedrungen ist; und die Rutenblase ist so in ihrer Lage fixiert. Da nun die Rutenblase den Penis im Weibchen verankert, kann diese auch beim Nachlassen des starken Blutdruckes nicht wieder in die Leibeshöhle zurücktreten. Die Leibesmuskulatur ist also nunmehr wieder entlastet und kann das Austreiben der Geschlechtsprodukte regeln.

Da sich um die Anhangsdrüsen herum keine Spur von Muskulatur befindet, so kann nur der Blutdruck den Transport des Secretes bewirken. Ob er auch zum Austreiben des Spermas aus den Hoden in deren Ausführungsgänge dient, oder ob die dicke Wandung der Vasa deferentia allein die nötige Kontraktilität besitzt, muß dahingestellt bleiben.

Der Ductus ejaculatorius wird durch seine Chitincuticula (Textfig. 9, 10, 11) wohl davor geschützt, daß er durch den Blutdruck ganz zusammengepreßt wird und so der Durchgang der Geschlechtsprodukte verhindert würde. Die Ejakulation wird also durch die stark entwickelten Ringmuskeln bewirkt, die den Ductus ejaculatorius in seinem oberen Teil umhüllen, welche also peristaltikartig ein mäßiges Zusammendrücken der elastischen Chitinwand und damit eine Ejakulation bewirken. Das untere Ende ist, wie schon berichtet, frei von Muskeln und besteht nur aus einer sehr starken Chitinwand. Es ist das Stück, das teils schon in der Ruhelage im Innern des Penis liegt, bei der Erektion aber ganz in diesen hineingezogen wird. Dieses Stück würde bei der Kontraktion des Ringmuskels (s. diesen) durch die Verengung des Spaltes einfach eingeschnürt werden, wenn es nicht die starken Wandungen besäße. Das Fehlen der Muskulatur ist daraus zu erklären, daß diese das Hineingleiten des Ductus in den Penis erschweren würde.

Ist die Begattung beendet, so öffnet sich der große Ringmuskel. Die Hämolymphe kann in das Körperinnere zurücktreten, während die Retractoren die Rutenblase wieder in die alte Lage zurückziehen. Dadurch wird der Penis frei und kann wieder eingezogen werden.

Dies wird anfangs wieder vom Ductor bewirkt, der gleichzeitig dem Penis dabei die rechte Drehung gibt, während der Repressionsmuskel ihn ganz ins Körperinnere zurückdrängt und sich die 9. Ventralplatte mittelst seiner Attractoren über die Kloake legt.

Die weiblichen Geschlechtsorgane.

a) Im allgemeinen.

Ich habe nicht die Absicht, eine genaue Beschreibung des weiblichen Geschlechtsapparates zu liefern, sondern hier nur eine allgemeine Übersicht zu geben nach den Ergebnissen, zu denen Stein in seiner umfangreichen Monographie gelangt ist. Wenn auch diese Zusammenfassung etwas über den Rahmen meiner Arbeit hinausgeht, so ist vielleicht doch manchem damit gedient, da meines Wissens keine kurze und übersichtliche Zusammenfassung über den weiblichen Geschlechtsapparat existiert. Auch wird die Aufstellung eines Schemas des weiblichen Geschlechtsapparates der Käfer überhaupt das Verständnis für den von *Lina populi* erleichtern. Wie schon einleitend gesagt, müssen wir immer wieder auf Steins Arbeit als auf die beste zurückgreifen. Sie gibt uns immer noch den heutigen Stand dieser Wissenschaft an.

Zwar hat Verhoeff sich auch mit dem Abdomen der weiblichen Coleopteren beschäftigt, in erster Linie jedoch nur mit den äußerlich

sichtbaren Chitinstücken (Verhoeff, 1893 usw.). Nur bei den Coccinelliden (1895, 7) geht er auch etwas auf die Scheide ein.

Stein unterscheidet drei Hauptabschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates (Textfig. 37):

I. Eibildungsorgane und ihre Ausführungsgänge,
   a) Eierstöcke (ovar),
   b) Eileiter,
   c) Eiergang;

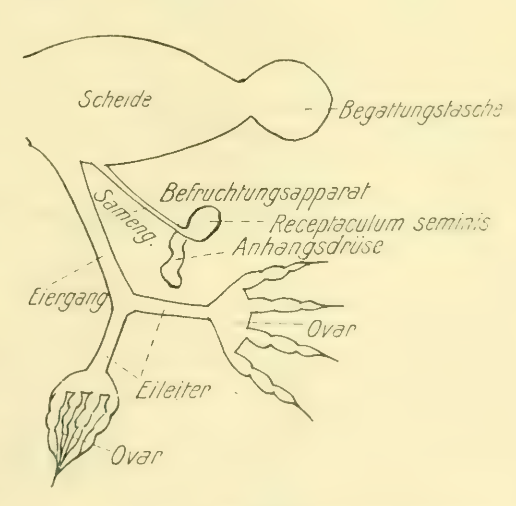
II. Begattungsorgane,
   a) Scheide,
   b) Begattungstasche;

III. Befruchtungsorgane.

I. Unter Eibildungsorganen versteht Stein die Eiröhren, die an dem Eierkelch sitzen. In dem Eierkelch finden die reifen Eier Aufnahme. Nach der Stellung der Eiröhren zum Eierkelch lassen sich drei Haupttypen unterscheiden:

a) Eierstöcke mit unterständigem Eierkelch,
b) Eierstöcke mit zentralem Eierkelch,
c) Eierstöcke mit seitlichem Eierkelch.

Zur ersten dieser drei Gruppen gehören die Eierstöcke der Chrysomeliden. Als Zahl der Eiröhren jedes Eierstocks bei diesen gibt Stein als Durchschnitt einige 20 an.



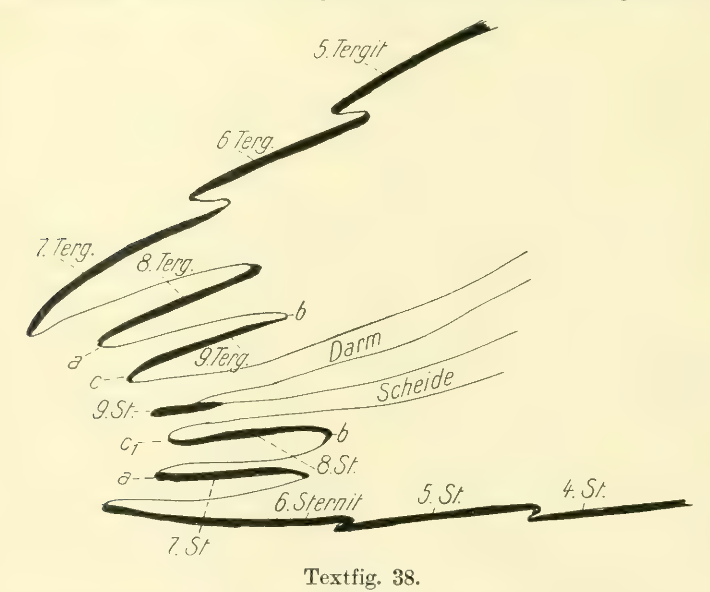
Textfig. 37.

Schema für den ♀ Geschlechtsapparat zum Verständnis der Ausführungen Steins.

Unter Eileitern versteht Stein die paarigen Ausführungsgänge der Eierkelche und unter Eiergang die unpaarige Fortsetzung der beiden Eileiter. (Es muß dazu bemerkt werden, daß diese Einteilung sich nicht ganz eingebürgert hat und man auch Eileiter und Eiergang unter dem gemeinsamen Namen Oviduct zusammenfaßt.)

II. Die Begattungsorgane (Textfig. 37 und 38) bilden die direkte Fortsetzung der nach innen eingezogenen Körperhaut der Kloake und des

»Scheidenmastdarmrohrs«. So schreibt STEIN: »Die Verbindungshaut hört mit dem 8. Rückensegmente und mit dem 7. Bauchsegmente[1], die oft selbst schon ganz in die Leibeshöhle zurückgezogen sind, nicht auf, sondern sie setzt sich über die Segmente hinaus fort, jedoch nicht weiter nach hinten, sondern sie schlägt sich gleich vom Hinterrand dieser Segmente aus (bei *a*) nach innen und vorn um und bildet so eine sich mehr oder weniger weit nach vorn in die Leibeshöhle hinein erstreckende Röhre, die sich vorn wieder nach rückwärts umschlägt (bei *b*), um eine neue, das Scheiden- und Mastdarmende innig umschließende, häutige Röhre zu bilden, die von hornigen Leisten und Platten gestützt wird.



Textfig. 38.

Schema für die letzten Segmente des ♀ Käferabdomens zum Verständnis der Ausführungen STEINS.

An der Mündung des Mastdarmes und der Scheide (bei *c* und c_1) schlägt sich diese häutige Röhre abermals nach vorn um, um die innerste Haut jener Kanäle darzustellen. Ich werde das äußere, weitere Hautrohr, die Kloake, und das innere, engere, von Hornplatten gestützte, das Scheidenmastdarmrohr nennen.«

In das Scheidenmastdarmrohr mündet ventralwärts des Darmes die Scheide. Diese ist die »wesentliche Grundlage der Begattungsorgane« (S. 66). »Der frei in der Bauchhöhle liegende Teil der Scheide

[1] Auf Textfig. 38 gebe ich ein Schema für diese Verhältnisse. Bei *Lina pop.* Textfig. 8 ist das 8. Rückensegment frei sichtbar, während das 7. Bauchsegment wie immer — als Homologie zum ♂ — eingezogen ist.

ist in der Regel ein von den übrigen Abschnitten der inneren Geschlechtsorgane scharf geschiedener und sehr oft sehr selbständiger, stark muskulöser Schlauch, der sich nur in wenigen Fällen, wo die Scheide die unmittelbare Fortsetzung des Eierganges bildet und mit ihm von gleichem Durchmesser ist, nicht scharf von dem Eiergange abgrenzen läßt. Da in allen übrigen Fällen bei den Käfern der Eiergang unter der blind endigenden Spitze der Scheide[1] oft sehr weit nach hinten, aber immer auf der unteren Seite derselben mündet, sodaß das vordere Ende der Scheide sehr häufig den Eiergang überdeckt und noch zwischen die eigentlichen Eierstöcke hineinragt, so kann man über die Grenze des Eierganges und der Scheide und über die richtige Deutung dieser Abschnitte nicht im Zweifel bleiben. Außerdem unterscheidet sich die Scheide gewöhnlich auch dadurch von dem Eiergang, daß sie bald ihrer ganzen Ausdehnung nach viel weiter und mehr sackartig ist als der Eiergang, bald nur nach vorn in der Gegend, wo der Eiergang in sie mündet, und darüber hinaus sackartig erweitert ist.« Als Begattungstasche bezeichnet STEIN das orale Ende der Scheide, »wenn es so bedeutende Formumwandlung erfahren hat, daß es wirklich als ein selbständiger Abschnitt der Scheide erscheint, und beim Begattungsakte auch eine selbständige Funktion erfüllt.«

Bei den Chrysomeliden finden wir nach STEINS Angabe (S. 69) teils »eine sackförmige Scheide, d. h. eine grade, weite, vorn blind endigende Scheide, auf deren unterer Seite der engere Eiergang mündet«; teils »keine deutlich von dem Eiergange abgesetzte Scheide . . . , indem der Eiergang einen Kanal darstellt, der in gerader Richtung nach der Hinterleibsspitze verläuft und hier nach außen mündet«. Eine Begattungstasche ist also nicht vorhanden.

III. Befruchtungsorgane (Fig. 37): Die Befruchtungsorgane wurden von v. SIEBOLD (1837) entdeckt. Er nannte sie Receptaculum seminis und unterschied an diesem drei Teile:

1. den Ductus seminalis (Samengang),
2. die Capsula seminalis (Samenkapsel),
3. die Glandula appendicularis (Anhangsdrüse).

STEIN hat in der Benennung eine kleine Modifikation vorgenommen, »da dieser Apparat keineswegs bei allen Käfern aus drei Teilen besteht (S. 96), sondern bald einfacher, bald noch zusammengesetzter ist«, und »da ferner der Ausdruck Samenbehälter für den ganzen Apparat und Samenkapsel für einen Teil derselben leicht zu Mißverständnissen

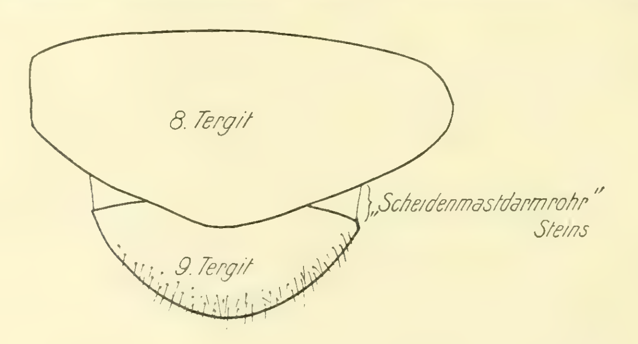
[1] D. h. an der Ventralseite der Scheide caudalwärts zur Spitze.

Veranlassung geben kann«. So hält er es für zweckmäßiger, den ganzen so formenreichen dritten Abschnitt der weiblichen Geschlechtsorgane als Befruchtungsapparat zu bezeichnen und für den Abschnitt, in welchem die Spermatozoen aufgespeichert werden, den Ausdruck Samenbehälter (Receptaculum seminis) zu gebrauchen.

»Der Befruchtungsapparat steht mit den übrigen Abschnitten der Geschlechtsorgane stets in einem solchen Zusammenhange, daß die Spermatozoen sowohl aus den Begattungsorganen, in die sie vom Umhüllungsstoff getragen, durch die Copulation gelangten, ohne Schwierigkeit in den Samenbehälter treten, als auch wieder von hier aus mit den aus den Eierstöcken herabsteigenden Eiern in unmittelbare Berührung kommen können. Sehr häufig ist namentlich der Befruchtungsapparat in dem oberen Winkel[1] eingefügt, den entweder das freie Ende der Scheide oder die Begattungstasche mit dem Eiergange bildet.« Die Chrysomeliden haben nach STEIN alle eine chitinige, gekrümmte und mit einem Kompressionsmuskel versehene Samenkapsel (Textfig. 43 und 44), einen sehr verschieden langen Samengang und eine kurze, sitzende, bandartige am Grunde der Samenkapsel mündende Anhangsdrüse.

b) Der weibliche Geschlechtsapparat von Lina populi.

Äußerlich sind Männchen und Weibchen von *Lina populi*, wenigstens nach meinen Beobachtungen, nicht zu unterscheiden. Höchstens



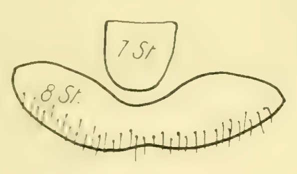
Textfig. 39.

Lina populi ♀: Die beiden letzten Tergite. Vergr. 20mal.

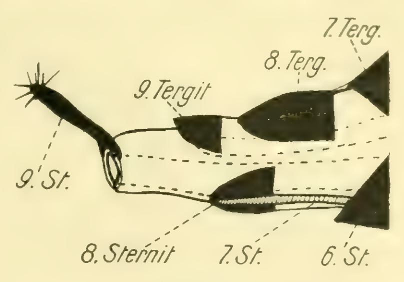
dürften die Weibchen in der Regel etwas größer sein als die Männchen. Wie bei diesen bilden die 8. Dorsal- und 6. Ventralplatte das Ende des Abdomens und berühren einander mit ihren Rändern, wodurch sie die

[1] Soll wohl heißen: der zweite oralwärts gelegene Winkel.

Kloake nach außen abschließen[1]. Diese wird durch die nach innen gezogenen Verbindungshäute gebildet, welche die beiden genannten Platten mit den folgenden verbinden, also auch hier in das Innere des Abdomens verlagert sind. Wie auch beim Männchen ist der äußerste Rand der Ventralzwischenhaut verstärkt. Heben wir das 8. Tergit ab, so sehen wir unter ihm das 9. Tergit. Es unterscheidet sich von dem des Männchens dadurch, daß es eine einheitliche Platte bildet und nicht wie bei diesem (Textfig. 16 und 26) in der Mitte gefaltet ist[2] (Textfig. 39). Es trägt wie beim Männchen zahlreiche Sinneshaare. Von der Dorsalseite her begrenzt es das »Scheidenmastdarmrohr«. Ventralwärts wird dieses von dem 7. und 8. Sternit (Textfig. 40) gebildet. Das 8. Sternit ist zweiteilig, das 7. zu einem kleinen Plättchen reduziert (Textfig. 40), das dem 8. so dicht anliegt, daß WANDOLLEK (1906) — S. 551 — beide zusammen für eine Platte hielt und zwar für das 8. Sternit.



Textfig. 40.
Lina populi ♀: Die beiden letzten Sternite. Vergr. 20mal.



Textfig. 41.
Luperus flavipes ♀: Legeapparat. »Scheidenmastdarmrohr« STEINS.

Das »Scheidenmastdarmrohr«, das bei andern Arten eine außerordentliche Länge erreichen kann (vgl. *Luperus*, Textfig. 41)[3], ist bei *Lina populi* sehr kurz (Textfig. 39). In ihm befinden sich dorsalwärts der Enddarm, ventralwärts die Scheide. Enddarm und Scheide werden durch die 9. Ventralplatte getrennt (Textfig. 42 und 45). Der weibliche Geschlechtsapparat mündet also wie gewöhnlich zwischen dem 8. und 9. Sternit.

Die 9. Ventralplatte ist zweigespalten, und die Hinterränder ihrer beiden Hälften schlagen sich nach innen um. Auf diese Weise ent-

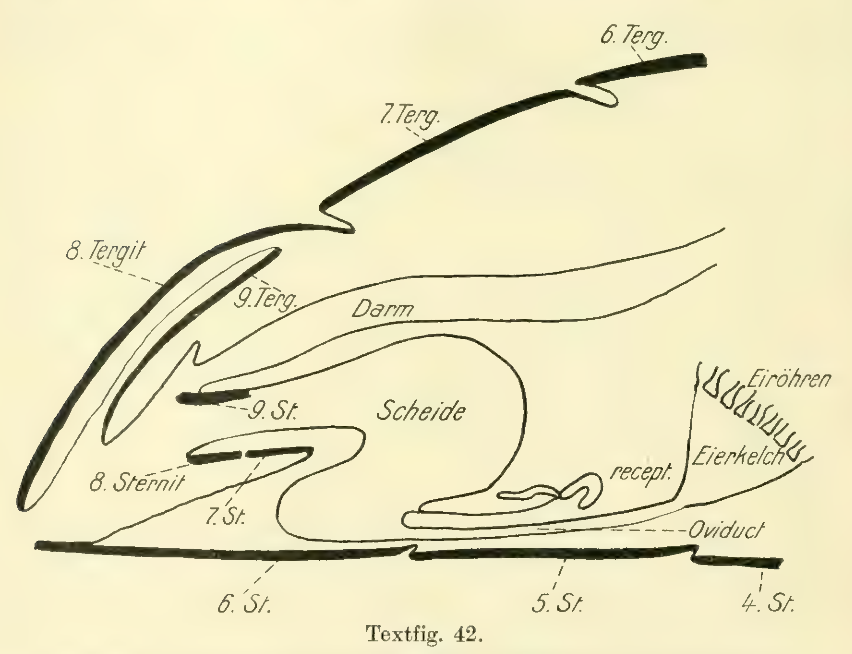
[1] Die 8. Dorsalplatte ist also nicht, wie zum Teil bei anderen Käfern (Textfig. 38) in das Abdomen hineingezogen.

[2] Dieses Merkmal benutzte ich zur Unterscheidung der Geschlechter, indem ich vorsichtig mit der Nadel das 8. Tergit lüftete.

[3] Hier ist in der Ruhelage auch das 8. Tergit ins Körperinnere gezogen. Wir haben also bei *Luperus* nur sechs sichtbare Tergite, wobei das siebente Tergit den äußeren Abschluß des Abdomens bildet, wie bei dem Schema Textfig. 38.

stehen zwei cylindrische »palpenförmige« Gebilde (Textfig. 45). Diese sind mit Sinneshaaren versehen und dienen vielleicht als Reizorgan bei der Begattung oder als Tastorgan bei der Eiablage, vielleicht auch beiden Zwecken.

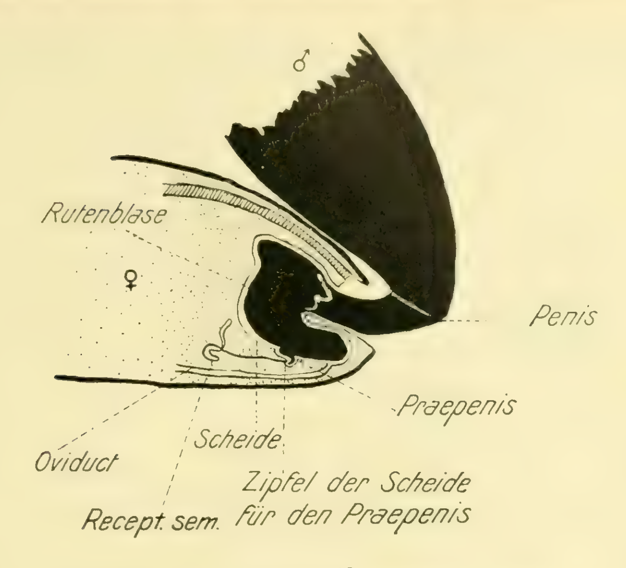
Die Scheide ist bei *Lina populi* sackförmig (Textfig. 42 und 44). Eine besondere Begattungstasche ist an ihr nicht vorhanden. Sie besitzt eine ganz charakteristische Form, die jedoch nicht ohne weiteres feststellbar ist, da sie von einer muskulösen Schicht bedeckt wird, die in



Textfig. 42.

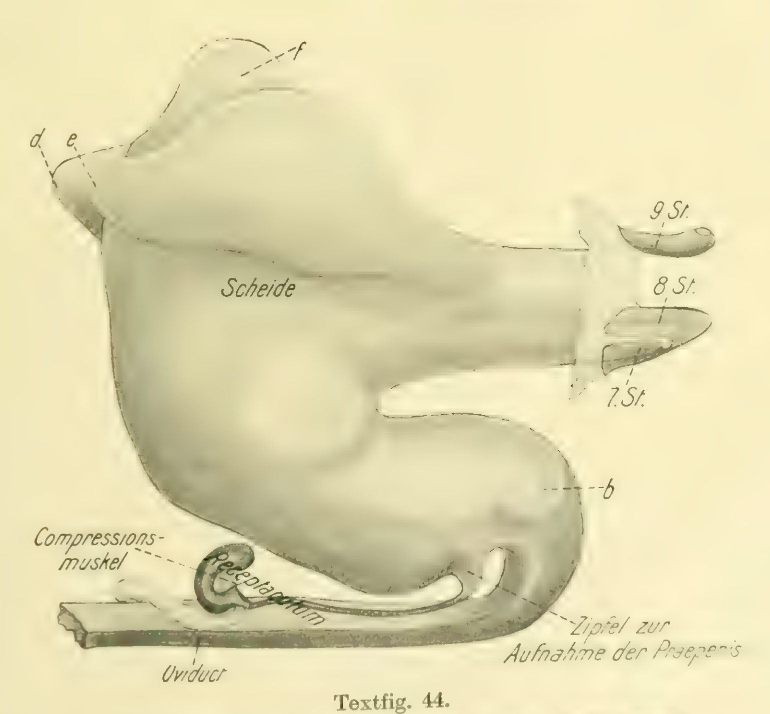
Lina populi ♀: Schema für den Geschlechtsapparat (Sagittalschnitt durch das Abdomen).

der Ruhelage stark kontrahiert ist. Es ist daher mit Schwierigkeiten verbunden, die Form der Scheide festzustellen. Ich halte es aus diesem Grunde auch für fraglich, ob die Abbildungen Steins der Wirklichkeit entsprechen, da sie nach mikroskopischen Präparaten hergestellt sind, wobei auf die Lage im Körper nicht immer Rücksicht genommen ist. Die Scheide von *Lina populi* zeigt dorsalwärts eine blasige Auftreibung, wobei sie drei stumpfe Zipfel bildet. Ihr Endteil biegt ventralwärts um, und verläuft wieder aboralwärts (Textfig. 42—44). Das äußerste Ende läuft ventralwärts im abgeplatteten Eiergang aus. In dem Winkel zwischen Eiergang und Scheide sitzt das Receptaculum seminis. Der Samengang erweitert sich kurz vor seiner Einmündung und bildet



Textfig. 43.

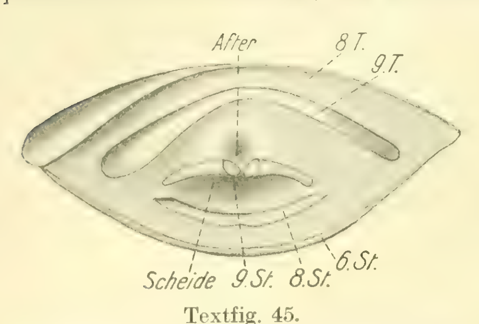
Lina populi ♂ + ♀: Schema für den Copulationsvorgang.



Textfig. 44.

Lina populi ♀: Scheide im aufgetriebenen Zustande. Vergr. 20mal.

einen leicht gebogenen Zipfel. Die Samenkapsel entspricht dem von STEIN des öfteren abgebildeten Typus. Sie ist gebogen, am Ende keulenförmig verdickt. Die beiden Schenkel werden durch den Kompressionsmuskel verbunden, und am Grunde mündet die Anhangsdrüse ein (Textfig. 44). Der Samengang ist vielfach gewunden, und daher erscheint das Receptaculum der Scheide nicht anliegend. Auf der Abbildung 44 ist der Samengang entknäult.



Textfig. 45.

Lina populi ♀: Äußerstes Ende des Abdomens mit Darm- und Geschlechtsöffnung.

Der muskulöse Eiergang ist in der Ruhelage dorsoventral flach gedrückt. Er teilt sich oralwärts in die beiden Eileiter. Die beiden Ovarien haben genau je 20 Eiröhren, die in der Eireife eine solche Ausdehnung zeigen, daß sie fast das ganze Abdomen ausfüllen. Zwischen ihnen findet der Darm Platz.

Die Begattung.

a) Copulationsvorgang.

Beim Begattungsakt sitzt das Männchen auf dem Rücken des Weibchens, wobei die Vordertarsen des Männchens den Thorax des Weibchens umklammern. Haben die Tiere diese Lage eingenommen, so krümmt sich die Hinterleibspitze des Männchens nach unten, sodaß die 8. Dorsalplatte unter den Flügeldecken sichtbar wird, während sich das Abdomen des Weibchens hebt. Dann tritt der Penis aus dem Körperinnern hervor und beschreibt dabei einen Bogen nach unten und vorn, sodaß die Spitze oralwärts gerichtet ist und die Oberseite nach unten gekehrt wird (Textfig. 43). Mit tastenden Bewegungen sucht er nun in die Scheide des Weibchens einzudringen. Das Weibchen hebt dabei das 8. Tergit und öffnet so die Kloake. Das »Scheidenmastdarmrohr« kommt dem Penis ein wenig entgegen, die Vulva öffnet sich und nimmt die Spitze des Penis auf. Das Mittelstück tritt nicht mit ein, sondern bleibt während der Begattung frei sichtbar (Textfig. 43).

Ist dies geschehen, so wird die Rutenblase entfaltet. Ein flüchtiger Blick auf die S c h e i d e (Textfig. 44) und die R u t e n b l a s e (Textfig. 27) genügen, um zu erkennen, d a ß b e i d e g e n a u k o r r e s p o n d i e r e n. Wie schon erwähnt, war dies am frisch präparierten Weibchen wegen der Kontrak-

tion der Scheidenmuskulatur nicht leicht festzustellen. Ich bediente mich daher in Kalilauge macerierter Präparate. Ich untersuchte sie unter Wasser mit dem Binocular, indem ich von innen mit der Nadel die Wandung zur Entfaltung brachte und so die Ausbuchtungen feststellen konnte. Diese Präparate haben aber den Nachteil, daß sie zu weich sind und sich unter Wasser so strecken, daß die Scheide einfach wie ein langgestreckter Sack aussieht, an dessen oralem Ende der Eiergang einmündet. Daß sie sich jedoch nach hinten wieder umbiegt, kann nur am frisch geöffneten Tier festgestellt werden.

Trotz dieser vergleichenden Untersuchungen würde ich über die vollständige Übereinstimmung von Rutenblase und Scheide nicht so bestimmt urteilen können, wenn es mir nicht schließlich doch bei einem Käferpaare gelungen wäre, es während der Copula mit Blausäuredämpfen abzutöten, sodaß die pralle Rutenblase in der Scheide stecken blieb. Diese Tiere trennte ich so voneinander, daß ich den Penis an der Stelle durchschnitt, wo er aus dem männlichen Abdomen heraustrat. Dann präparierte ich vom Rücken her den ganzen weiblichen Geschlechtsapparat heraus und konnte nun feststellen, daß die Scheide von der Rutenblase völlig aufgetrieben war. Die Wände der Rutenblase lagen fest an denen der Scheide. Das Ende *c* (Textfig. 27) verschloß den Weg zum Eiergang, wobei die beiden Vorsprünge *a* und *b* in die rechts und links vom Eiergang gelegenen Ausbuchtungen paßten. Ebenso traten die Vorsprünge *d*, *e*, *f*, *g* des Penis in die entsprechenden Vertiefungen der Scheide. Durch diesen Mechanismus wird der Penis vollkommen im Weibchen verankert. Eine derartige Befestigung der beiden Geschlechter aneinander ist schon deswegen nötig, da die Übertragung des Spermas in den weiblichen Befruchtungsapparat viele Stunden in Anspruch nimmt.

b) Austreibemechanismus.

Wie das Sperma aus dem Penis in das Receptaculum seminis gelangt, darüber herrschte bisher völlige Unklarheit. Stein (1847) sagt darüber (S. 105): »Ohne das Vermögen der Ortsveränderung würden die Spermatozoen in den meisten Fällen nicht aus den Begattungsorganen in die Samenkapsel gelangen können. Denn Wimperbewegung, denen man bei höheren Tieren die weite Beförderung der Spermatozoen aus der Scheide nach den Eierstöcken hin zugeschrieben hat, finden sich, wie schon oben bemerkt wurde, weder in den Geschlechtsorganen, noch in irgend einem andern Organ der Insekten. Auch die Kontraktion der Kanäle, welche die Spermatozoen zu durchlaufen haben, können nicht

die alleinige Ursache ihrer Weiterbeförderung sein; denn diese Kanäle sind zum Teil gar keiner Kontraktion fähig, da ihnen die Muskelschicht fehlt, wie dies namentlich von dem Samengang gilt und zwar gerade in den Fällen, wo er sehr lang ist. Daß aber die Spermatozoen selbst den Weg nach der Mündung des Samenbehälters finden sollten, wird sich niemand einreden lassen, der das Tun und Treiben der Spermatozoen und ihre Entwicklung zum Gegenstand anhaltender Beobachtungen gemacht und daraus die Überzeugung gewonnen hat, daß sie keine Tiere, sondern nur zur höchsten Selbständigkeit, bis zur spontanen Bewegung potenzierte zellige Elementarkeime sind. Daß sie den Weg aus der Scheide nach dem Samenbehälter dennoch niemals verfehlen, erkläre ich mir nur dadurch, daß ihnen die Richtung, in der sie sich innerhalb der Scheide zu bewegen haben, um bis zur Mündung des Samenbehälters zu gelangen, durch peristaltische Bewegungen der Scheide mitgeteilt wird. Sind sie erst bis zur Mündung des Samenbehälters gelangt, so steigen sie in demselben lediglich vermöge ihrer eigenen Bewegungen hinauf.«

Von den Käferarten, deren Männchen den Samen in einer Spermatophore ins Weibchen absetzen, sagt Stein, daß hier das Gerinnen der Spermatophore die Spermatozoen in die Richtung zur Mündung des Receptaculum drängte. Nach Blunk (1912) kommt bei *Dytiscus* noch der Blutdruck hinzu, der den Inhalt der Spermatophore, die nur in die Spermatophorentasche gelangt, in die Scheide preßt. Über die weitere Wanderung des Spermas folgt Blunk der Ansicht Steins, »daß die peristaltischen Bewegungen der Vagina den Transport des Spermas zum Receptaculum übernehmen« (Blunk, 1912 — S. 234 —).

Ob bei den Spermatophoren bildenden Käfern wirklich peristaltische Bewegungen der Scheide das Sperma in das Receptaculum transportieren, muß ich dahingestellt sein lassen. Bei unserm Käfer — aller Wahrscheinlichkeit nach bei allen, die keine Spermatophoren bilden, überhaupt — liegen die Verhältnisse anders.

Meine Befunde ergeben, daß — wie auf Textfig. 43 ersichtlich — bei der Copulation die Spitze des Präpenis direkt in die Mündung des Samenganges eindringt. Die Zähnchen, die die Rutenblase bedecken (Taf. I), namentlich die besonders entwickelten rechts und links vom Präpenis (Textfig. 25 und 27), halten diesen fest in seiner Lage. Demselben Zweck dienen auch die Widerhaken, die die Scheide auskleiden. Stein hat also nicht Recht mit seiner Meinung, sie dienten dazu, die zähe Samenmasse in der Scheide festzuhalten, damit sie nicht mit dem zurückweichenden Penis wieder herausgezogen würde. Er

ging dabei von der falschen Voraussetzung aus, daß das Sperma zuerst in die Scheide gelange. Auch die charakteristische Form des Penis und der Rutenblase, welche derjenigen der Scheide entsprechen, dient dazu, den Präpenis unverrückbar in seiner Lage vor dem Eingang zum Receptaculum zu halten, auch wenn die Tiere sich während der Begattung bewegen.

Da nun das Sperma nicht erst in der Scheide abgelagert wird, sondern direkt vom Präpenis aus in das Receptaculum gepreßt werden soll, ist diese Fixierung unbedingt notwendig, zumal da bei der zähen Beschaffenheit des Spermas und bei der Engigkeit der Ausführungsgänge die Begattung viele Stunden dauert.

Wäre die Möglichkeit einer Verschiebung des Präpenis aus seiner Lage vorhanden, so würde sich das Sperma in die Scheide ergießen, von wo aus es nicht in das Receptaculum gelangen könnte. Spermatozoen, die STEIN in der Scheide antraf, waren stets abgestorben.

Sind die beiden Tiere fest miteinander copuliert, so beginnt die Übertragung des Spermas, und zwar offenbar in folgender Weise:

Da ich mich nämlich davon überzeugt habe, daß sich nach der Begattung im Receptaculum nur reines Sperma findet, und da ferner der Weg der Geschlechtsprodukte bis ins Receptaculum durch die feste Vereinigung von Präpenis und Befruchtungsapparat eine ununterbrochene Röhre bildet, so ist eine nachträgliche Sonderung von Sperma und dem Secret der Anhangsdrüse, wie sie bisher angenommen wurde, nicht möglich. Wir haben daher eher anzunehmen, daß das Sperma vorweggeht und von den nachfolgenden Secretmassen vorwärts geschoben wird. Bei *Dytiscus* hat BLUNK (1912) bereits eine von Anfang an bestehende Trennung von Sperma und Secret konstatiert. Dort schiebt die Kittmasse das Sperma vor sich her, um es in dem »Penisdeckapparat« zu umhüllen und so die Spermatophore zu bilden. Da bei *Lina populi* keine Spermatophoren gebildet werden, so wird die Hauptaufgabe der Secretmasse darin bestehen, das Sperma vorwärts zu schieben, ohne dieses Nachschieben wäre es aus rein physikalischen Gründen dem Sperma nicht möglich, in dem langen Ausführungsgang vorwärts zu kommen. Zwar ist der Ductus ejaculatorius von einer dicken Muskelschicht umgeben. Ob aber diesem es vermittels peristaltischer Bewegung gelingt, aus einem oben geschlossenen Rohr — wir müssen die Geschlechtsausführungsgänge mit den Hoden am Ende so betrachten — eine Flüssigkeit herauszupumpen, möchte ich bezweifeln: denn die Wandungen des Ductus ejaculatorius sind mit einer ziemlich starken Chitincuticula ausgestattet, die der Muskelarbeit nicht unerheb-

lichen Widerstand zu leisten imstande ist. Oder es müßte so viel Sperma von den Hoden abgesondert werden, daß die ganzen Ausführungsgänge damit angefüllt würden und dann nur der äußerste Teil in das Receptaculum gelangen könnte.

Aber da die Hoden augenscheinlich nicht imstande sind, eine derartige Menge Sperma zu produzieren, so hat das Secret der Anhangsdrüsen die Arbeit des Nachschiebens zu erfüllen. Außerdem haben diese Drüsen sehr dünne Wände, und sie werden daher im Gegensatz zu der stark chitinigen Intima des Ductus ejaculatorius ohne weiteres dem Blutdruck und der Saugkraft des Ductus nachgeben. So fällt die rücksaugende Wirkung, die ein geschlossenes Capillar ausübt, fort. Die zähe Beschaffenheit des Secretes bewirkt außerdem, daß ein Rückgleiten bei zeitweilig nachlassendem Blutdruck ausgeschlossen ist. Daß der Blutdruck wirklich eine wichtige Rolle bei der Ausstoßung der Geschlechtsprodukte spielt, kann man bei copulierenden Insekten beobachten: Das Abdomen des Männchens zieht sich bei der Begattung in bestimmten Zwischenräumen zusammen, wie ich am besten bei *Carabus* und *Bombyx* feststellen konnte.

Ob den Anhangsdrüsen noch eine andre Funktion zukommt, möchte ich offen lassen. Bruel (1897) glaubt für *Calliphora* annehmen zu dürfen, dieses Secret habe das Sperma zu verdünnen, und hat daher der Anhangsdrüse unter dieser Voraussetzung den Namen »Prostata« beigelegt. Dieser Auffassung muß ich für mein Tier widersprechen. Das Secret hat nämlich eine sirupartige Zähigkeit, die ein Mischen namentlich in den engen Gängen meiner Ansicht nach nicht zuläßt; die auch die Bewegung der Spermatozoen — falls sie schon solche besitzen — lähmen müßte, wenn diese versuchten, durch ihre Eigenbewegung in die Masse einzudringen. Außerdem müßte sich dann im Receptaculum wenigstens nur eine Spur dieses Secretes finden, was aber nicht der Fall ist, wie auch Bruel für *Calliphora* angibt. Endlich findet man auf Schnittbildern stets den Ductus ejaculatorius mit Secret angefüllt, ohne eine Spur von Sperma.

Die Aufgabe, das Sperma zu verdünnen, glaube ich einem andern Organ zuschreiben zu dürfen, dem ich auch daher den Namen »Prostata« (S. 17 und Textfig. 12 und 13) beigelegt habe. Es ist dies die drüsige Erweiterung des Ductus ejaculatorius. Das Secret in diesem ist sehr feinkörnig und hat, bevor es in das Lumen tritt, die Chitincuticula, die als Filter wirkt, zu passieren. Da es während der Geschlechtsreife des Tieres produziert wird, im Gegensatz zu den Anhangsdrüsen (s. diese S. 13), so ist auch nicht anzunehmen, daß es erstarrt, bevor der Inhalt

der Hoden die Drüse passiert. Wir haben uns also die Ausstoßung der Geschlechtsprodukte kurz so vorzustellen: Schon bei der Einleitung zur Copula beginnt infolge der Kontraktion der Längsmuskeln der Vasa deferentia das Sperma aus dem Hoden hinabzusteigen und sich beim Passieren der Prostata mit deren Secret zu vermischen.

Ist das Sperma so weit vorgedrungen, daß durch Kontraktion der Ausführungsgänge ein weiteres Vordringen nicht mehr möglich ist, dann drängt das Secret der Anhangsdrüsen, das durch den erhöhten Blutdruck ausgetrieben wird, nach und hebt so die rücksaugende Wirkung der Gefäße auf. So wird das Sperma bis in die Samenkapsel des Weibchens hinauf geschoben, was bei der Engigkeit der Gänge und der Zähigkeit der Masse viele Stunden in Anspruch nimmt.

Das Secret der Anhangsdrüsen dringt nicht mit in das Innere des Receptaculum ein, kann auch nicht während der Begattung seitwärts in die Scheide gelangen, da der Weg geschlossen und die Scheide durch die Rutenblase prall gefüllt ist. Ob beim Rückziehen des Penis ein Teil noch in die Scheide gelangt, muß ich unentschieden lassen. Das Weibchen würde in dem Falle hinterher die verhärtete Masse wieder ausstoßen, wie es bei den Spermatophoren bildenden Käfern beobachtet wird.

Auf eine zweite mögliche Funktion der Anhangsdrüsen möchte ich zum Schluß noch hinweisen. Wie schon erwähnt, habe ich auf allen Schnittbildern im Ductus bis in den Penis hinein das Secret der Anhangsdrüsen gefunden. Anscheinend rührt dies von dem letzten Begattungsakt her. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß auch vor der ersten Begattung die Anhangsdrüse die Ausführungsgänge mit Secret versieht. Bei Eintritt der Copula muß nun der Ductus dies Secret ausstoßen, bevor der Präpenis vor das Receptaculum gepreßt wird. Und es ist nicht ohne Wahrscheinlichkeit, daß es dabei zum Teil in die Scheide des Weibchens gelangt und die Verbindungsstelle zwischen Präpenis und Receptaculum abdichtet, wozu es seine zähe Beschaffenheit sehr wohl befähigt. Auch der Umstand, daß man die Rutenblase in der Nähe des Präpenis öfters mit verhärteter Kittmasse bedeckt findet, spricht für diese Funktion.

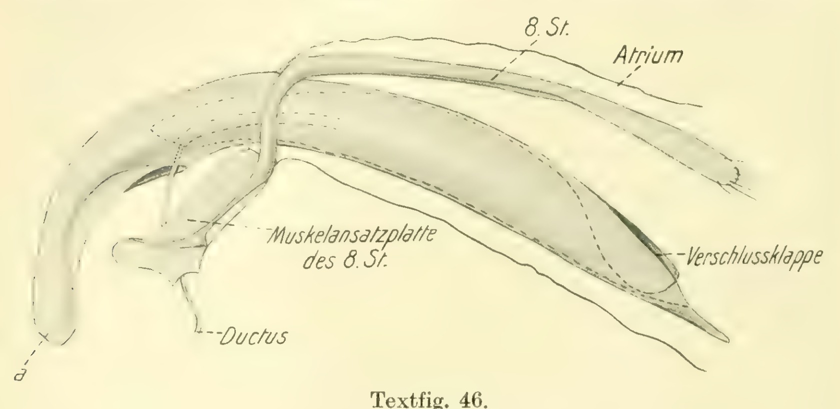
Der Copulationsapparat anderer Chrysomeliden.

Bei folgenden beiden Arten habe ich im großen und ganzen dieselben Verhältnisse gefunden wie bei *Lina populi* und kann mich daher bei der Beschreibung kürzer fassen, wo wir keine Abweichungen finden, und nur auf die Organteile näher eingehen, die eine nennenswerte Umwandlung erfahren haben.

a) Plateumaris sericea. L.[1].

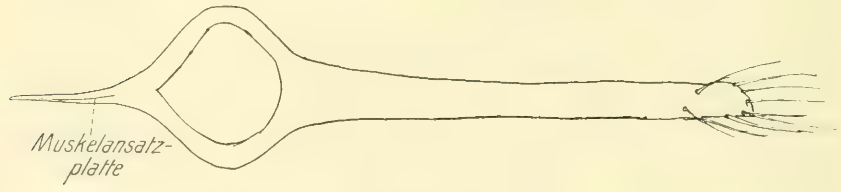
1. Chitinskelet.

Der Penis (Textfig. 46) ist — entsprechend der schlanken Gestalt des Tieres — dünner und langgestreckter als bei *Lina populi*, zeigt aber



Textfig. 46.
Plateumaris sericea ♂: Chitinskelet des Copulationsapparates. Vergr. 47mal.

ähnliche Differenzierungen. Das Oralstück ist auch gespalten, jedoch nicht so tief. Während der Spalt bei *Lina populi* auf der Unterseite $^1/_2$ der Gesamtlänge beträgt, beträgt er bei *Plateumaris* nur $^1/_4$ und reicht auf der Oberseite nur bis über die Endrundung hinweg (bis *a* auf

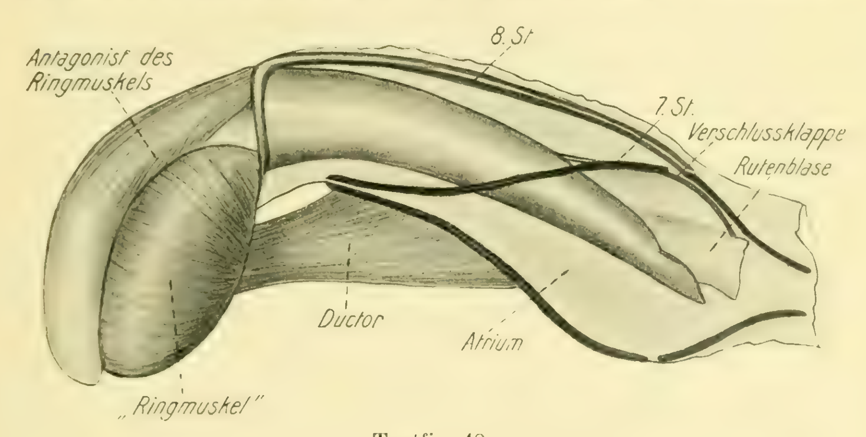


Textfig. 47.
Plateumaris sericea ♂: Achtes Sternit. Vergr. 47mal.

Textfig. 46). An seinem aboralen Ende läuft der Penis sehr spitz aus. Die Verschlußklappe ist ebenfalls zweiteilig. Eine besondere Umgestaltung hat das 8. Sternit erfahren. Auf der Unterseite des Penis ist es ähnlich gebaut wie bei *Lina populi* und bildet eine Muskelansatzplatte, die senkrecht zum Penis steht. Die beiden Schenkel verjüngen sich jedoch nicht wie bei *Lina*, sondern nehmen noch an Stärke zu und vereinigen sich nicht nur zu einem nahtlos geschlossenen Ring (Textfig. 46

[1] Eine Donaciine.

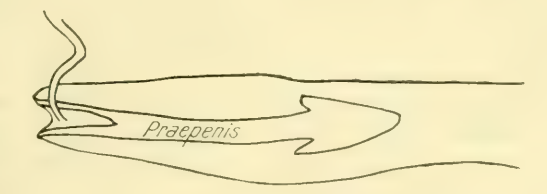
und 47) um den Penis, sondern dieser entsendet längs der Oberseite des Penis aboralwärts noch eine schmale leicht gekrümmte Chitingräte, die bis zur Penisspitze reicht. Am äußersten Ende ist sie schräg abgerundet und mit starren, eingelenkten Borsten versehen (Textfig. 47). Durch eine Gelenkhaut steht der Ring mit dem Penis so in Verbindung, daß eine hebelartige Bewegung ermöglicht wird, wobei wir uns das untere Stück des 8. Sternits als kürzeren, das obere Stück als längeren Hebelarm zu



Textfig. 48.
Plateumaris sericea ♂: Copulationsapparat mit Muskulatur. Vergr. 47mal.

denken haben. Auf diese Weise kommt ein bewegliches Greiforgan zustande.

Auch Weise (1889, 4 und 1893, 14) — S. 8 — erwähnt diesen »Anhang« der Donaciiden und nennt ihn »fulcrum«, ohne seinen segmentalen Charakter, oder auch nur seinen Bau oder seine Funktion zu erkennen.



Textfig. 49.
Plateumaris sericea ♂: Rutenblase mit durchscheinendem Präpenis. Vergr. 47mal.

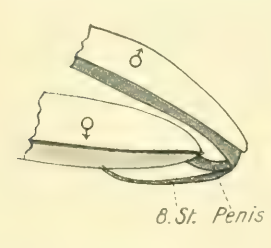
Das 7. Sternit besteht aus zwei gebogenen Chitinspangen, die sich oralwärts einander in einem spitzen Winkel nähern, ohne sich jedoch zu berühren (Textfig. 48). Diese Spangen erreichen beinahe die ganze Länge des Atriums und würden diesem eine Starrheit geben, die ein Heraustreten des Penis nicht zulassen würde, wenn die beiden Spangen nicht an der Stelle unterbrochen wären, an der sich das Atrium beim Austreten des Penis

umschlägt. Ebenso dient die Unterbrechung an der Spitze des 7. Sternits dazu, eine größere Geschmeidigkeit des Atriums zuzulassen.

Der Ductus ejaculatorius tritt durch den Spalt der Unterseite in den Penis und mündet in den pfeilartigen Präpenis der gut entwickelten Rutenblase ein (Textfig. 49).

2. Funktion und Muskulatur.

Das Heraustreten des Penis, seine Einführung in das Weibchen, seine Verankerung und sein Zurücktreten wird ebenso bewerkstelligt, wie wir es bei *Lina populi* kennen gelernt: Wir haben wie dort die Retractoren der Rutenblase und den Ductor penis (Textfig. 48). Auch der Muskel, der das Oralstück verschließt, ist vorhanden. Da das Oralstück jedoch nur auf der Unterseite gespalten ist, so ist der Muskel nicht ringförmig, sondern verläuft nur von der Muskelansatzstelle des 8. Sternits bis zum Rand des Spaltes (Textfig. 48).



Textfig. 50.
Plateumaris sericea ♂ + ♀: Schema für den Copulationsvorgang.

Da die dorsale Verlängerung des 8. Sternits als Greiforgan dient, kommt noch ein Muskel hinzu, der ein Öffnen des Hebels bewirkt. Dieser Muskel entspringt in der Mitte des Oralstückes und reicht bis zu der Stelle, wo der lange Hebelarm am Ring ansitzt (Textfig. 48). Er tritt, wie ich beobachten konnte, in Aktion, wenn der Penis aus dem Abdomen des Männchens tritt. Dadurch wird der lange Hebelarm vom Penis abgespreizt, sodaß nur dieser in das Weibchen eingeführt wird (Textfig. 50).

Ist die Rutenblase in der Scheide des Weibchens entfaltet, dann kontrahiert sich der »Ringmuskel«, der den kurzen Hebelarm mit dem Oralteil verbindet. Dadurch wird nicht nur der Penis abgeschlossen und das Zurücktreten des Blutes verhindert, sondern auch der lange Hebelarm adduziert und gegen die Bauchseite des Weibchens gepreßt. Auf diese Weise wird das Männchen mit dem Weibchen noch intensiver verbunden (Textfig. 50).

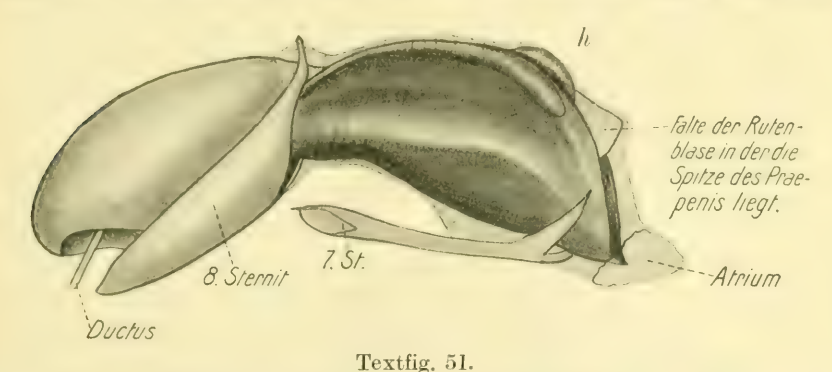
b) Clytra quadripunctata L.[1].

1. Chitinskelet.

Der Penis von *Clytra* (Textfig. 51) fällt zuerst durch seine ungeheure Größe auf, erreicht er doch die gleiche Länge wie das Abdomen

[1] Eine Clytrine.

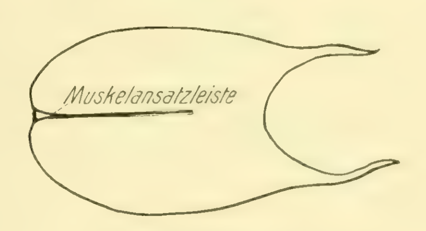
des ganzen Tieres. Das Chitin, besonders das des aboralen Teiles (Mittelstück und Spitze) zeigt eine schwarzbraune Färbung und ist von großer Härte und Sprödigkeit. Der Penis ist nicht glatt und rund wie bei *Lina* und *Plateumaris*, sondern kantig, mit Längsleisten und Querfalten versehen. Die Spitze ist breit, nur das äußerste Ende zugespitzt. Die beiden Stücke, die der Penisverschlußklappe von *Lina*



Textfig. 51.
Clytra quadripunctata ♂: Chitinskelet des Copulationsapparates. Vergr. 20mal.

und *Plateumaris* entsprechen, sind halbmondförmige Haken (Textfig. 51 *h*), deren Spitze nicht mit der Rutenblase verwachsen ist. Wahrscheinlich dienen sie mit zur Befestigung des Penis im Weibchen. Das Oralstück des Penis ist rund, eiförmig. Statt des Spaltes haben wir eine breite Öffnung an der Unterseite.

Da die Ränder dieser Öffnung nicht aneinander gepreßt werden können, so zeigt die 8. Ventralplatte die genügende Breite, um die Öffnung mit ihrer Fläche verschließen zu können (Textfig. 51 und 52). Sie ist eiförmig und gewölbt, sodaß sie sich dem Oralstück dicht anlegen kann. Auf der Innenfläche zeigt sie zum Ansatz der Muskeln eine Längsleiste und am Scheitelpunkt eine kleine Kerbe, um den Ductus hindurchzulassen (Textfig. 52). Die beiden Schenkel der Platte umlaufen den Penis, vereinigen sich aber nicht auf der Oberseite, sondern biegen sich, jedes für sich, leicht oralwärts um (Textfig. 51).

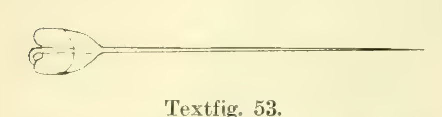


Textfig. 52.
Clytra quadripunctata ♂: Achtes Sternit. Vergr. 20mal.

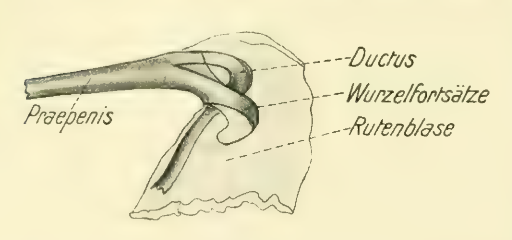
Die 7. Ventralplatte zeigt die Form einer Gräte. Am aboralen

Ende ist sie zu einer Gabel gespalten, zwischen deren beiden Zinken die Penisspitze zu liegen kommt (Textfig. 51). Auch hier erreicht das 7. Sternit, wie bei *Plateumaris*, die gleiche Länge wie das Atrium, hindert dieses aber dadurch nicht an seiner Umstülpung, da es nur mit dem aboralen Ende mit diesem verwachsen ist. Beim Austreten des Penis kommt ihr orales Ende unter die 8. Ventralplatte zu liegen.

Der Ductus ejaculatorius dringt an derselben Stelle, wie wir es bisher kennen gelernt haben, in das Oralstück des Penis ein und mündet in den Präpenis, der eine ganz außerordentliche Entwicklung zeigt. Er bildet einen überaus zarten elastischen Stachel mit mikroskopisch feiner Spitze (Textfig. 53), der beinahe dieselbe Länge wie der Penis hat. Seine Basis ist in zwei Wurzeln gespalten, die in die Wand der Rutenblase eingelassen sind. Die äußerste Spitze liegt in der Ruhelage in einer Falte der Rutenblase und ragt mit dieser oben aus der Penisöffnung heraus (Textfig. 51). Der Ductus mündet winklig zwischen den zwei Wurzeln in den Präpenis, wie wir es auf Textfig. 54 sehen, die nach einem Präparat mit ausgestülpter Blase gezeichnet ist. Der Präpenis zeigt ein so feines Lumen, daß es nur bei starker Vergrößerung wahrgenommen werden kann.



Textfig. 53.
Clytra quadripunctata ♂: Präpenis. Vergr. 20mal.



Textfig. 54.
Clytra quadripunctata ♂: Mündungsstelle des Ductus in den Präpenis. Vergr. 40mal.

Bei der außerordentlichen Länge der Rutenblase und des Präpenis wäre nun in der Scheide für dieses Organ gar nicht der genügende Platz, wenn nicht der Präpenis wieder im Samenleiter des Receptaculum einen Ausgang fände. Ich schloß daher daraus, daß dieser bei *Clytra* nicht gewunden sein dürfe, wie bei *Lina*, sondern gestreckt. Als ich später ein Weibchen erhielt, ergab sich nun tatsächlich der Befund, daß das Receptaculum einem langen spitzen Zipfel der Scheide aufsitzt und einen gestreckten Samengang besitzt, in den der Präpenis aller Wahrscheinlichkeit nach bis zur Samenkapsel hinauf eingeführt wird, und so das Sperma direkt an seinen Bestimmungsort befördert wird. Diese auffallende Anpas-

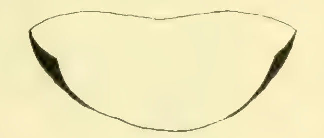
sung der beiden Geschlechter aneinander ist mir auch ein Beweis für die Richtigkeit meiner Ansicht über den Copulationsvorgang, wie ich ihn bei *Lina populi* entwickelt habe.

Merkwürdig ist es, wie das Sperma die Capillarwirkung überwinden und das überaus feine Lumen des Präpenis passieren kann. Wir können uns dies nur dadurch vorstellen, daß das Capillar schon vor der Begattung mit einer Secretflüssigkeit angefüllt ist.

2. Funktion und Muskulatur.

Während bei allen von mir untersuchten Käfern der Copulationsapparat im Körper gedreht liegt, was auch DEMANDT (1912) bei *Dytiscus* und KERSCHNER (1913) bei *Tenebrio* hervorhebt, finden wir den Penis von *Clytra* im Abdomen in symmetrischer Lage. Der Hinterleib ist dementsprechend gewölbt und etwas nach unten gebogen, sodaß der Penis in dieser aufrechten Stellung Platz findet.

Namentlich das 7. Tergit zeigt eine große Wölbung, die den ganzen hinteren Teil des Abdomens überdacht (Textfig. 56). Unter diesem liegt die 8. Dorsalplatte, an der die 9. nur als ein schmaler Streifen erhalten ist. Ebenso ist die 6. Ventralplatte zugunsten der 5. zu einer Haut reduziert, die nur an den beiden Ecken eine Verstärkung zeigt; die aber wegen ihrer Longitudinalmuskeln noch deutlich als Sternit zu erkennen ist (Textfig. 55).



Textfig. 55.
Clytra quadripunctata ♂: Sechstes Sternit. Vergr. 20mal.

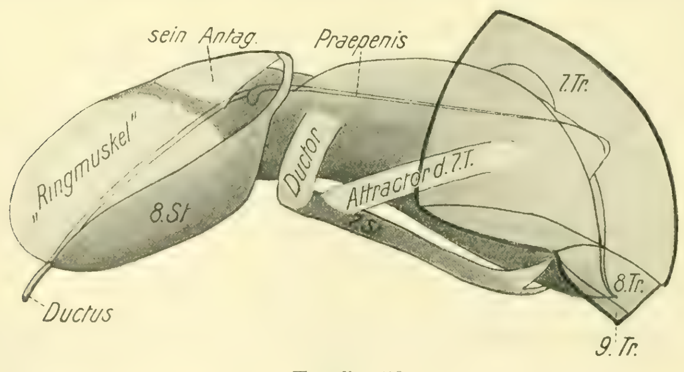
An das 7. Tergit setzen sich zwei starke Muskelstränge an, die dieses mit dem oralen Teile des grätenförmigen 7. Sternits verbinden (Textfig. 56). Durch ihre Kontraktion pressen sie das 7. Tergit fest auf die Genitalöffnung. Gleichzeitig wird dabei das 6. Sternit ein wenig aboralwärts gezogen, wodurch die Ränder des Atriums aneinander gepreßt werden. Der Muskel entspricht also dem Attractor der 9. Dorsalplatte bei *Lina populi*.

Wegen der symmetrischen Lage des Penis hat auch der Ductor im Vergleich zu dem von *Lina populi* und *Plateumaris cericea* eine Abänderung erfahren. Da er nicht gleichzeitig die Funktion des Drehens zu verrichten hat, so ist er paarig, bilateral-symmetrisch. Er entspringt rechts und links von dem oralen Teil der Gräte oberhalb der Ansatzstelle des Attractors der 7. Dorsalplatte und setzt dicht hinter dem 8. Sternit aboralwärts von diesem am Atrium an.

Wir haben also hier den weiteren Unterschied zu konstatieren, daß

nämlich der Muskel bei *Lina* und *Plateumaris* am 8. Sternit, bei *Clytra* aber am Atrium angewachsen ist. Wenn ich aber vorausschicken darf, worauf ich im vergleichend morphologischen Teile zurückkomme, daß sich nämlich das Atrium bis zum oralen Rande des 8. Sternits fortsetzt, also seine ganze Oberfläche überzieht, so müssen wir ebenso auch den Ductor von *Lina* und *Plateumaris* als am Atrium angewachsen bezeichnen, wie bei *Clytra*. Es besteht also nur der Unterschied, daß bei letzterer die Muskelansatzstelle etwas mehr aboralwärts liegt. Wir haben mithin in diesem Muskel ein Homologon zu dem Ductor, den wir bei den bisher beschriebenen Arten kennen gelernt.

Endlich habe ich noch einen dritten Unterschied zu erwähnen, daß sich nämlich der Ductor von *Clytra* in der Ruhelage des ganzen Apparates auf dem »toten Punkt« befindet, insofern seine Ursprungs- und An-



Textfig. 56.

Clytra quadripunctata ♂: Copulationsapparat mit Muskulatur. (Die letzten Segmente durchsichtig gedacht, um die darunter liegenden Teile erkennen zu lassen. Ebenso die Lage des Ductus und Präpenis eingezeichnet.) Vergr. 20mal.

satzstelle bereits in größtmöglicher Nähe liegen, der Muskel selbst also die größte unter der gegebenen Organisation mögliche Kontraktion aufweist. Er kann daher auch beim Austreiben des Penis nicht in Betracht kommen. Dieser Funktion bedarf es aber bei *Clytra* nicht, da der Penis in der Ruhelage schon vor der Öffnung liegt. Der Blutdruck genügt also von Anfang an zur Emission. Demnach dient hier der Ductor lediglich dem Zurückziehen des Penis.

Der »*Ringmuskel*« setzt an den Rändern der 8. Ventralplatte an und wölbt sich über das orale Ende des Penis, an dessen Oberseite er befestigt ist. Durch seine Kontraktion wird zur Blutstauung bei der Copulation das 8. Sternit auf die Öffnung gedrückt. Zum Abheben dieser Platte dient wieder ein Antagonist, der von den hebelartigen

Armen der 8. Platte zur Oberseite des Penis verläuft, wie bei *Plateumaris.*

Die Retractoren der Rutenblase sind wie bei *Lina populi.*

Der Austreibungsvorgang geht folgendermaßen vor sich: Das Blut drückt den Penis heraus, und dieser gleitet auf den beiden Zinken der Gabel des 7. Sternits nach außen. Dabei zwingt ihn seine gebogene Gestalt ebenso wie die Gestalt der 7. Dorsalplatte in der Richtung nach unten und vorn. Das orale Ende des 7. Sternits kommt dabei unter das 8. zu liegen.

Die Retraction kann der Ductor allein bewerkstelligen, da sein »toter Punkt« ja erst in der Ruhestellung erreicht wird. Wahrscheinlich aber wird er durch die sehr kräftigen Attractoren des 7. Tergits dadurch unterstützt, daß das 7. Tergit auf die abgeschrägte Spitze drückt und so dieselbe Wirkung erzielt wird wie bei dem Repressionsmuskel bei *Lina populi.*

Allgemeiner theoretischer Teil.

Biologische Bedeutung der Komplikation des Copulationsapparates.

Bei Th. v. Siebold (1848) lesen wir (S. 660 Anm. 2): »Diese verschiedenen Formverhältnisse der äußeren männlichen Geschlechtswerkzeuge sind bis jetzt noch wenig von den Entomologen zur Unterscheidung verwandter Species benutzt worden und würden, wenn man sie gehörig beachtet hätte, die Aufstellung mancher schlechten Species verhindert haben. Dieselben bestimmten Verschiedenheiten der einzelnen hornigen und starren Teile der Rute machen es auch den verwandten Arten unmöglich, durch Copulation Bastardverbindungen einzugehen, indem die harten Begattungsorgane eines männlichen Insekts den gleichfalls harten Umgebungen der weiblichen Geschlechtsöffnung seiner Art so genau entsprechen, daß nur diese allein zusammen passen und sich innig miteinander vereinigen können. Léon Dufour (1825) bezeichnet daher die hornigen Copulationsorgane der Insekten ganz gut als die »garantie de la conservation des types«, und als die »sauvegarde de la légitimité de l'espèce«.

Auch Ormancey (1849) stellt die Behauptung auf, daß eine Vermischung der Arten physisch unmöglich sei durch die Verschiedenheit der Copulationsorgane, und Schmidt (1876) sagt — S. 199 — in seinem Handbuch der vergleichenden Anatomie: »Die männlichen Begattungsorgane zeigen bei den Insektenarten eine so bestimmte Form der verschiedenen sie bildenden Leisten, Platten und Zangen, daß sie ganz

genau an und in die weiblichen Geschlechtsorgane passen und schon deshalb eine Vermischung der Arten sehr erschwert ist. In neuerer Zeit ist namentlich ESCHERICH (1892, 1) zu nennen, der auch diese Ansicht vertritt in seiner Arbeit über die »Biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten«. Er schildert zuerst den großen Formenreichtum des Copulationsapparates der männlichen Insekten, der bei jeder Species so charakteristisch sei, daß er als sicherstes Artunterscheidungsmerkmal gelten könne. Dafür, daß auch bei den Weibchen eine große Verschiedenheit in den Geschlechtsorganen bestünde, führt er als Autoren HOFMANN (1890, 2), DZIETDZICKI (1889, 1) und HOFFER (1888) an und kommt zu folgendem Schluß (S. 232): »Die weiblichen Genitalanhänge bilden den korrespondierenden Teil zu den männlichen; wo also in dem einen Geschlecht eine Erhöhung sich befindet, da ist in dem andern eine Vertiefung zu suchen; wenn z. B. für das Männchen die Widerhaken an den Haftklappen einen Zweck haben sollen, so müssen sich doch beim Weibchen Vertiefungen finden, in welche die Widerhaken eingreifen können; wenn das primäre Stück[1] des Männchens gebogen ist, so muß der Rutenkanal des Weibchens ebenfalls gebogen sein; wenn die Genitalanhänge des Männchens trivalvulär sind, also drei Klappen besitzen, so müssen auch beim Weibchen drei entsprechende Höhlungen vorhanden sein usw.; überhaupt müssen sich die Genitalanhänge der beiden Geschlechter ganz genau ergänzen, um bei der Copula ein kompaktes Ganzes zu bilden.« Leider beachtet ESCHERICH nicht, daß der weibliche Geschlechtsapparat nicht nur der Copulation, sondern auch der Eiablage dient und daß auch verschiedene Verhältnisse bei dieser gewisse Verschiedenheiten im Bau des weiblichen Genitalapparates bedingen können. Inwieweit nun Verschiedenheiten der weiblichen Geschlechtsorgane mit solchen des männlichen Copulationsapparates tatsächlich korrespondieren, das läßt sich nur ermitteln, wenn man ein männliches und ein weibliches Tier daraufhin untersucht, ob sich ihre Copulationsapparate wirklich derart ineinander fügen. Das aber hat ESCHERICH ebenso wie die älteren Autoren unterlassen[2]. Hätte sich ESCHERICH dieser Mühe unterzogen, so würde er gesehen haben, daß im allgemeinen seine Anschauungen über eine Korrespondenz der bei-

[1] So nennt ESCHERICH den Penis.

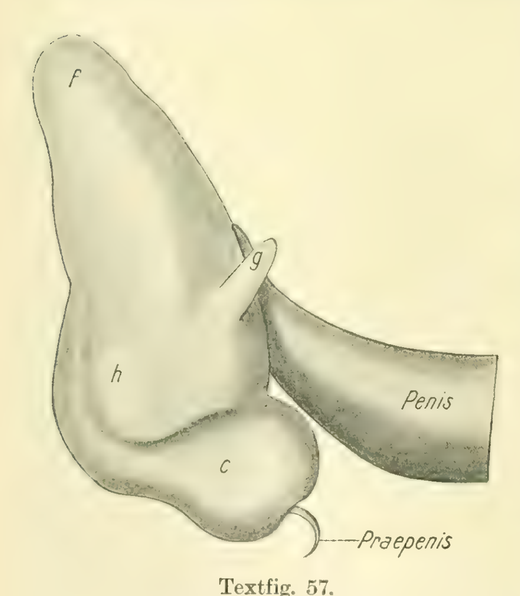
[2] Darum konnte auch seine Arbeit keine Autorität beanspruchen. Schon VERHOEFF (1893, 12) — p. 213 — hält diese Ansicht ESCHERICHS für bedenklich; auch POLJANEC (1901) widerspricht ihm, wobei er sich auf GOSSE (1881, 1) beruft, der bei Lepidopteren vergeblich zu jeder Eigentümlichkeit der männlichen Genitalorgane eine entsprechende Besonderheit bei dem Weibchen gesucht hat.

den Geschlechter richtig sei, daß aber im einzelnen und zwar in dem Hauptpunkte seine Vorstellungen irrtümlich waren, da der Penis nur mit der äußersten Spitze in das Weibchen eingeführt wird, eine Tatsache, auf die bisher einzig und allein BLUNK (1912, S. 232) bei *Dytiscus* hingewiesen hat. Die Verschiedenheit des Penis und der Hilfswerkzeuge spielt also bei der Kreuzungsverhinderung bei den Käfern nur eine untergeordnete Rolle im Vergleich zur Verschiedenheit der Rutenblase. Daß diese eine für jede Species konstante Gestalt besitzt und mit der Scheide des Weibchens bis auf das Kleinste harmoniert und daß also diese enge Korrespondenz der beiden Geschlechtsapparate hauptsächlich in dieser Übereinstimmung begründet ist, ist eine bisher völlig unbekannte Tatsache. Zwar wäre es sehr wohl denkbar, daß eine kleinere Species trotzdem die Rutenblase in die größere Scheide einführen könnte. Dann aber würde der Präpenis nicht vor die Mündung des Receptaculum gelangen und so eine Befruchtung trotzdem unmöglich gemacht werden, weil die Spermatozoen nicht allein den Weg in das Receptaculum finden würden.

Daß wirklich heterogene Paarungen von Insekten versucht werden, ist vielfach beobachtet worden. ESCHERICH schreibt (1892, 1, S. 234) von einer Elateride, die in Copula mit einer Chrysomelide (*Orina*) und einer Sesiide, die in Copula mit einer Wespe angetroffen sei. Auch HOFFER (1888) hat derartige Beobachtungen bei Hummeln gemacht, BLUNK (1912) bei Dytisciden; und ich selbst habe *Gastrophysa viridula* (Weibchen) zweimal in Copula mit einer Curculionide (Männchen) gefunden. Daß *Lina populi* (Männchen oder Weibchen) mit *Lina tremulae* (Weibchen oder Männchen), in Gefangenschaft Begattungsversuche machten, war mir eine alltägliche Erscheinung. Die Copulation gelang auch ohne Schwierigkeiten, da der Bau des Penis bei beiden Species fast vollkommen übereinstimmte. Ich untersuchte daher auch die Rutenblase von *Lina tremulae*. Das Resultat dieser Untersuchungen veranschaulicht die Textfig. 57, wenn wir sie mit Textfig. 27 vergleichen. Während bei *Lina populi* die Rutenblase sich oralwärts umbiegt, ist sie bei *Lina tremulae* gestreckt. Trotzdem lassen sich Homologa finden, die auf die nahe Verwandtschaft hinweisen, wenn auch in starker Abänderung: so z. B. das Ende *f* und die beiden Zipfel *g*. Man vergleiche ferner die Punkte *h* und *c*. Der Präpenis liegt wie bei *Lina* zwischen zwei Vorsprüngen, ist aber dünner und steht von der Rutenblase ab. Gern hätte ich sämtliche Species von *Lina* auf ihre Rutenblase hin untersucht, aber wegen der ungünstigen Witterung des letzten Sommers

habe ich außer *Lina populi* und *tremulae* trotz der erdenklichsten Mühe auch von auswärts nichts erhalten können. Aber auch schon dieses treffliche Beispiel erlaubt die Schlußfolgerung, daß auch zwischen andern nahe verwandten Arten eine fruchtbare Copula durch die Verschiedenheiten der in jedem Falle komplizierten Rutenblase und ihres weiblichen Negativs ausgeschlossen ist.

Um bei meinen Resultaten ganz sicher zu gehen, habe ich noch folgenden Versuch zur Nachprüfung gemacht. Ich zog *Lina populi* und *tremulae* aus Larven, um so ganz genau zu wissen, daß die geschlüpften Käfer auch noch unbefruchtet waren und machte dann mit diesen Tieren Kreuzungsversuche. Wohl konnte ich oft eine Copula beobachten, aber niemals fand ich hernach im Receptaculum der Weibchen Sperma. Ähnliche Versuche hat HOFFER (1888) mit Hummeln gemacht, wobei er feststellte, daß bei diesen wegen der Verschiedenheit der Genitalien nicht einmal eine Einführung des Penis stattfinden konnte, geschweige denn eine ejaculatio seminis, wie er sich an mehr als 100 Fällen überzeugt hat. Wenn auch der Bau des Copulationsapparates bei diesen Insekten ein völlig andrer zu sein scheint als bei den Käfern, so ist also auch bei diesen das Prinzip der Formanpassung durchgeführt, wie es auch BRUEL bei der Diptere *Calliphora* nachgewiesen hat, bei der Vorsprünge des Penis in die dazu gehörigen Vertiefungen der Scheide passen.



Textfig. 57.
Lina tremulae ♂: Aboraler Teil des Penis mit ausgestülpter Rutenblase. Vergr. 20mal.

ESCHERICH hat nun eine Erklärung für diese Erscheinung gesucht und schließt sich der Ansicht von KRAATZ (1881, 2) an, daß diese individuelle Ausbildung der Begattungsorgane die »Reinerhaltung der Art« zum Zwecke habe. Für die Ursache weiß er sich keine andre Erklärung als die »Annahme einer unbekannten Kraft«, und diese Kraft nennt er das »Prinzip der Reinerhaltung der Art«. Er setzt also für ein Un-

bekanntes ein andres Unbekanntes, wodurch die Frage der Lösung um keinen Schritt näher gebracht wird. Meiner Ansicht nach gibt die beste Lösung für die Ursache die Zuchtwahltheorie: Nur solche Tiere konnten die fruchtbarste Copula eingehen, deren männlicher und weiblicher Genitalapparat am besten miteinander harmonierten, während die Zwischenformen allmählich ausstarben.

Vergleichende morphologische Erörterungen über die Phylogenie des Copulationsapparates.

Gleich zu Anfang meiner Untersuchungen brachte mich die Gestalt des Penis auf den Gedanken, ob wir es hier nicht mit einem umgewandelten Sternit zu tun haben könnten, zumal es seit Stein (1847) außer Zweifel gestellt ist, daß die Platten, die die weibliche Scheide umrahmen, umgewandelte Sternite sind. In der Literatur findet sich hierüber keine weitere Angabe als die Behauptung Verhoeffs (1893, 12, S. 224), daß der weibliche Apparat aus Segmentplatten bestehe, der männliche jedoch nie, eine Behauptung, die schon deswegen stutzig machen muß, weil die Zahl der sichtbaren Ventralplatten bei Männchen und Weibchen übereinstimmt; es müßten also die Platten, die beim Weibchen den Legeapparat bilden, beim Männchen verschwunden sein. Es war nun für meine diesbezüglichen Untersuchungen zunächst notwendig, festzustellen, ob man eine allen Käfern gemeinsame Segmentzahl annehmen darf.

Die sich widersprechende Literatur bietet keinen Anhalt, da sie zum Teil von Autoren beherrscht wird, die das völlige Verschwinden einzelner Segmente annehmen, ohne dafür einen unanfechtbaren Beweis zu liefern. Urheber dieser Auffassung ist Strauss-Dürkheim (1828) und ihr jetziger energischster Vertreter: Verhoeff. Die entgegengesetzten Ansichten der verschiedenen Autoren sind in der Heymonschen Arbeit »Der morphologische Bau des Insektenabdomens« (1899) in dankenswerter Weise übersichtlich zusammengestellt, so daß ich von einer Wiederholung der Einzelheiten absehen kann. Die Autoren schwanken danach zwischen den Zahlen neun bis elf. Die Zahl elf kommt dadurch zustande, daß ein Teil der Autoren auf die Zahl der Segmente zurückgreift, die im Embryo angelegt werden; und diese Zahl ist, wie auch spätere embryologische Untersuchungen (Graber, 1890) bestätigt haben, in der Tat elf für den Käferembryo, ebenso wie für den der Orthopteren (Heymons, 1895). Deswegen sah sich Berlese (1909) in seiner umfangreichen Monographie veranlaßt, als Grundzahl für die Segmente der Insekten überhaupt die Zahl elf anzugeben.

Diese rein theoretische Grundzahl hat aber für unsern Zweck keine Bedeutung, da bei der Larve bereits nie mehr diese Zahl gefunden wird.

Bezüglich der letzteren schwanken die Angaben der Autoren zwischen 9 und 10. SCHAUM[1] (1863) tritt für 9 Abdominalsegmente ein. S. 251 heißt es: »Bei den Insekten mit vollkommener Verwandlung wird dies schon durch die Tatsache bewiesen, daß keine Larve mehr als neun Hinterleibsringe hat. NEWPORT und WESTWOOD legen zwar den Larven der *Hymenoptera aculeata* und der Maikäfer zehn Hinterleibssegmente bei, indem sie von 14 Körpersegmenten derselben 1. Kopf, 2. bis 4. Thorax, 5. bis 14. Abdomen sprechen, ebenso wie einige Lepidopterologen ein 14. (Anal-)Segment der Raupen annehmen, es ist aber längst von ERICHSON und STEIN (S. 23) nachgewiesen, daß dieses vermeintliche zehnte Hinterleibssegment nichts andres als der nach außen umgestülpte After ist und dem Nachschieber vieler Käferlarven, der nirgends als Segment betrachtet wird, analog ist.« Auch SALING (1907) stellt die Zahl 9 für die Abdominalsegmente des Mehlwurms auf.

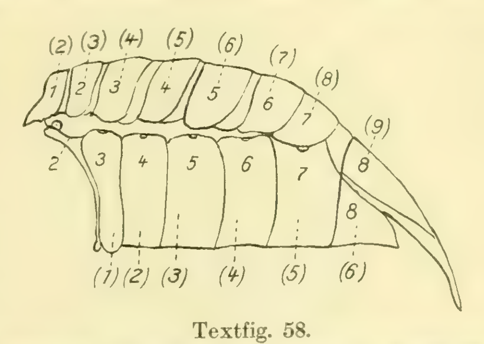
VERHOEFF dagegen schreibt (1893, 9 S. 121): »Ich behaupte, daß alle Insekten zehn Abdominalsegmente besitzen.« Um diese Behauptung zu beweisen, erklärt er den sogenannten »Nachschieber« der Käferlarven für ein Segment, ohne diese Behauptung jedoch beweisen zu können. KERSCHNER (1913) will ein 10. Segment aus einem Paar abdominaler Anhänge konstruieren.

Nach Kenntnisnahme dieser Literatur war ich geneigt, auch meinerseits die Segmentzahl 9 für das Abdomen der Käferlarven anzunehmen, zumal an den von mir untersuchten Species von einem 10. Abdominalsegment nichts zu erkennen war (*Lina populi*, *Lina tremulae*, *Gastrophysa viridula*, *Tenebrio molitor*). Indessen zeigen neuere Untersuchungen von BRASS (1914), daß bei einigen Käferlarven tatsächlich das 10. Abdominalsegment noch vorkommt; so fand BRASS bei der Chrysomelide *Galerucella viburni* noch ein 10. Segment (dort Taf. IV, Fig. 6). Seinen weiteren Ausführungen kann ich jedoch nur zum Teil beistimmen.

BRASS wendet sich dagegen, daß der »Nachschieber«, wie MÜLLER mit andern Autoren annimmt, ein Stück des Enddarms sei. S. 109 sagt er: »Wenn man bei oberflächlicher Betrachtung zu dieser Anschauung kommen konnte, so führt uns ein Studium der Ringmuskulatur des Intestinalkanals und der Retraktoren zu der Überzeugung, daß der ausgestülpte Teil nicht eigentlich dem Darm angehört,

[1] SCHAUM ist in der Zusammenstellung von HEYMONS (1899) nicht mit aufgeführt.

sondern ein sekundär eingestülptes Stück der modifizierten äußeren Körperhaut[1] darstellt.« Die Darmringmuskulatur setzt sich nämlich nicht in dem »Nachschieber« fort, sondern endet schon vorher (BRASS 1914, Taf. IV, Fig. 2). Bis dahin stimme ich mit BRASS überein, aber nicht so weit, daß nun dieses eingezogene, dünnhäutige, gelappte Organ das verschwundene 10. Segment sei. Der Autor sucht dies an der Längsmuskulatur zu beweisen. Die Retractoren hält er — wohl nicht mit Unrecht — für homolog mit der Intersegmentalmuskulatur und schließt daraus, daß das Stück, an dem diese aboralwärts ansetzt, das ausgefallene 10. Segment sei. Er läßt aber dabei unbeachtet, daß diese Intersegmentalmuskulatur, wie es auch aus seinen eigenen Abbildungen ersichtlich ist, nicht in erster Linie an den Segmenten selbst, sondern an den Intersegmentalhäuten befestigt ist. Daraus folgt aber, daß die weiche, ausstülpbare Haut als die Verbindungshaut zwischen After und Analsegment zu betrachten ist. Für diese meine Auffassung spricht auch, daß gleichzeitig mit diesem »Nachschieber« ein wirkliches 10. Abdominalsegment auftreten kann (*Galerucella viburni*). Die Annahme von BRASS, daß sich hier das Segment nur zur Hälfte verwandelt habe, erscheint doch recht unwahrscheinlich. Im übrigen findet sich für die Annahme, daß wir es bei dem »Nachschieber« mit einer umgewandelten Zwischenhaut zu tun haben, ein Analogon bei der Imago an der Rutenblase, wie wir später sehen werden (S. 80—82).



Textfig. 58.

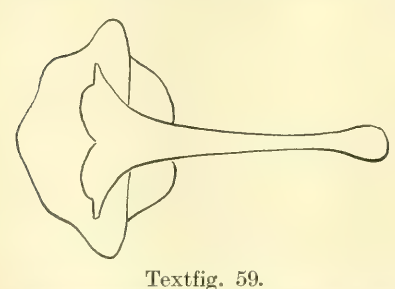
Melolontha vulgaris ♂ + ♀: Abdomen nach STRAUSS-DÜRKHEIM (1828). (Die in Klammern angegebenen Zahlen sind diejenigen unserer Zählung.)

Soviel aber dürfen wir auf jeden Fall feststellen, daß das 10. Segment als solches bei den Käferlarven eine starke Neigung zum Ausfall zeigt. Bei der Imago, bei der die Segmente in Tergite und Sternite zerfallen, habe ich immer nur neun feststellen können, die zum Teil in das Körperinnere zurückgezogen sind, wo sie die Funktion eines Endoskeletes zu erfüllen haben. Wenn man aber einmal diese versteckten Segmente gefunden hat, dann kann man bei allen Käferimagines die Zahl neun wiederfinden; jedoch nur bei den Dorsalplatten.

[1] Von mir durch gesperrten Druck hervorgehoben.

Ventralplatten findet man stets nur sechs. Es ergibt sich also die konstante Differenz von drei Platten.

Diese Differenz von drei Platten haben einige Autoren dadurch zu erklären gesucht, daß sie, wie bereits kurz erwähnt, vorn einen Ausfall von Sterniten annahmen. STRAUSS-DÜRKHEIM (1828) gibt daher für das Maikäferabdomen folgende Erklärung: Da er das erste versteckte Tergit[1] nicht gefunden, so zählt er nur die acht sichtbaren Rückenplatten (Textfig. 58, die richtigen Plattenbezeichnungen habe ich in Klammern neben die von STRAUSS-DÜRKHEIM gesetzt). Da nun das letzte sichtbare Sternit unter dem 8. Tergit liegt, so bezeichnet er auch dies Sternit als 8. und zählt von da an rückwärts, und kommt so bis zur Zahl drei. Dieses Sternit glaubt er aber nun aus zwei Platten verwachsen und zeichnet daher auch eine deutliche Grenze. Diese Grenze ist aber in Wirklichkeit nicht vorhanden, wovon man sich leicht bei jedem Maikäfer überzeugen kann. Trotz dieser seiner künstlichen Zusammensetzung des ersten Sternits aus zwei Platten fehlt aber STRAUSS-DÜRKHEIM immer noch sein erstes Sternit; und da greift er nun zu der Annahme, daß dieses erste Sternit ausgefallen sei.



Textfig. 59.
Melolontha vulgaris ♂: Siebentes Sternit nach STRAUSS-DÜRKHEIM (1828).

Da nun außerdem nach seiner Auffassung das Abdomen des Engerlings zehn Segmente hat, so glaubt er sie auch bei der Imago nachweisen zu müssen: Vor dem ersten sichtbaren Tergit glaubt er eins mit dem Metathorax verbunden. (Daß tatsächlich noch eins vorhanden ist, werde ich später zeigen; es ist jedoch nicht mit dem Metathorax verwachsen, sondern in das Innere des Abdomens eingezogen). Für dieses Tergit nimmt STRAUSS-DÜRKHEIM ein weiteres geschwundenes Sternit an. Ein paar chitinige Punkte neben dem After — die ich nicht habe ermitteln können — sind für ihn der Rest des 10. Tergits, und das zum Copulationsapparat verwendete 7. Sternit (Textfig. 59) ist für ihn das 10. Eine nach seinen Angaben aufgestellte Formel für das Maikäferabdomen hätte also folgendes Aussehen:

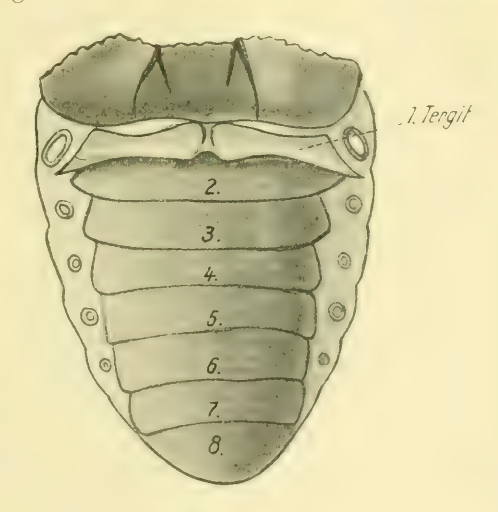
$$\frac{(1)\quad 2\quad 3\quad 4\quad 5\quad 6\quad 7\quad 8\quad 9\quad (10)^2}{[1]\ [2]\quad 3\quad 4\quad 5\quad 6\quad 7\quad 8\quad 9\quad (10).}$$

[1] Auf die Lage des ersten Tergits komme ich noch zu sprechen.

[2] Die nicht ohne weiteres als solche erkennbaren Tergite oder Sternite setze

Ausgehend von den niederen Insektengruppen sucht in neuerer Zeit VERHOEFF die Zehngliedrigkeit des Käferabdomens zu beweisen und will auch bei manchen Käfern die Spuren eines 10. Tergits gefunden haben. Wenn ich auch die Zehngliedrigkeit des Abdomens für einige Käfergruppen theoretisch nicht als ausgeschlossen betrachte, so halte ich sie doch nicht für genügend begründet. Sollte sie aber dennoch richtig sein, so bleibt eine Differenz von drei immer noch den Sterniten gegenüber bestehen, soweit man nicht bereits das von mir als 7. bezeichnete Sternit als ein solches erkannt hat, wie es STRAUSS-DÜRKHEIM[1] und — bei einigen Gruppen — auch VERHOEFF getan. Im letzteren Falle besteht die Differenz von zwei Platten, und diese beiden Sternite glauben die Autoren vorn ausgefallen.

Diesen Sternitausfall brauchen wir aber nicht anzunehmen, wenn es uns gelingen sollte, die beiden fehlenden Sternite im Copulationsapparat wiederzufinden. Dann hätten wir also tatsächlich in dem ersten versteckten Sternit das wahre erste, in dem folgenden sichtbaren das zweite. Wie nun auf Textfig. 14 ersichtlich, liegt dieses aber unter dem 4. Tergit; es muß also eine Verschiebung der Rücken- und Bauchplatten gegeneinander stattgefunden haben, wie es bereits STEIN (1847) bei dem weiblichen Käfer nachzuweisen versucht hat. Eine Formel für *Lina populi* würde demnach folgendermaßen aussehen:



Textfig. 60.

Lina populi ♂ u. ♀: Rückendecke des Abdomens von der Ventralseite gesehen. Vergr. 7mal.

$$\frac{(1)\ 2\ \ 3\ \ 4\ \ 5\ \ 6\ \ 7\ \ {8 \atop 9}}{(1)\ 2\ \ 3\ \ 4\ \ 5\ \ 6}$$

ich in (. . .), während die angeblich ausgefallenen in [. . .] stehen. Von den Tergiten ist (1) das, welches St. D. mit dem Metathorax verbunden glaubt, (10) das, welches von einigen Punkten neben dem After repräsentiert werden soll. Von den Sterniten sollen [1] und [2] ausgefallen sein, (10) zum Copulationsapparat verwandt.

[1] Bei STR.-D. als 10.

Für meine Beweisführung, daß wir diese ausgefallenen Sternite tatsächlich im Copulationsapparat wiederfinden, werde ich zuerst bei *Lina populi* und einigen andern Käfern die neun Dorsal- und sechs Ventralplatten nachweisen, also die Differenz von drei Platten zeigen; zweitens den segmentalen Charakter der drei Stücke des Copulationsapparates feststellen.

Betrachten wir also zuerst die Rückendecke von *Lina populi*, so können wir an ihr auf den ersten Blick sieben sichtbare Platten unterscheiden (Textfig. 14); wie wir sehen werden, die 2. bis 8. Die 9. Platte ist — wie schon S. 22 erwähnt — in das Innere zurückgezogen und liegt unter der 8. (s. oben und Textfig. 26 und 15), wird aber beim Emporheben des 8. Tergits sofort sichtbar. Die 1. Platte dagegen liegt vollkommen im Körperinnern verborgen (Textfig. 60). Beachtenswert ist, daß das erste Stigma die doppelte Größe der beiden folgenden hat, und es ist daher nicht ausgeschlossen, daß es aus der Verwachsung zweier Stigmen, des der ersten und des der zweiten Dorsalplatte, entstanden ist. Es ist zu verwundern, daß diese doppelte Größe des ersten Stigmas nicht schon eher zur Auffindung dieses Tergits geführt hat, welches eingeschlagen unter dem zweiten liegt, so daß sein vorderer Rand aboralwärts gerichtet ist. Man nahm allgemein an, es sei ausgefallen, wenn es nicht, wie bei den Caraben, nur zur Hälfte eingeschlagen und sein aboraler Rand von außen zu sehen ist.

Von den sechs Ventralplatten sind bei den Chrysomeliden nur fünf sichtbar. Die erste liegt auch hier im Körperinnern verborgen, ist aber trotzdem bereits von Stein als solche richtig erkannt. Sie ist zu einer schmalen Spange reduziert (Textfig. 2 und 61) und verbindet in der Tiefe die drei Vorsprünge des 2. Sternits.

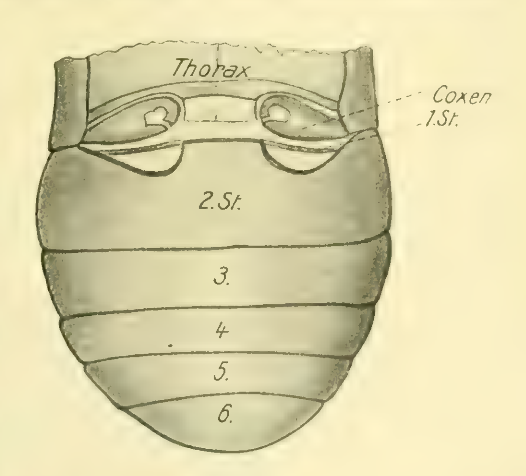
Bei allen von mir daraufhin untersuchten Käfern (*Lina tremulae*, *Plateumaris sericea*, *Donacia lineata*, *Clytra quadripunctata*, *Chrysomela graminis*, *Timarcha violaceonigra*, *Gastrophysa viridula*; *Melolontha vulgaris*, *Tenebrio molitor*, *Carabus auratus*, *Carabus nemoralis* und *Melasoma sycophanta*) liegen die Verhältnisse ähnlich. Abweichungen sind nur insoweit vorhanden, als bei einigen Käfern die bei *Lina populi* unsichtbaren Platten ganz oder zum Teil sichtbar sind. So sind bei *Melolontha* und den Caraben alle sechs ersten Bauchplatten frei sichtbar, bei den Caraben ist außerdem das 1. Tergit nur zur Hälfte eingeschlagen und bei *Tenebrio* endlich das 7. Sternit deutlich entwickelt und wird beim Herausziehen des Penis sichtbar. Diese Abweichungen beziehen sich also lediglich auf die verschiedene Entwicklung und Umwandlung der Platten, nicht aber auf ihre Zahl. Die Differenz zwischen Tergiten und Sterniten

bleibt also — wenn wir vorläufig das 7. Sternit noch nicht als solches ansehen — immer drei.

Wir werden jetzt untersuchen, ob wir diese drei fehlenden Sternite mit den drei Stücken des Copulationsapparates homologisieren können.

Die drei Stücke, die den Copulationsapparat ausmachen und die durch die Wand des Atriums miteinander verbunden sind, bilden mit diesem die direkte Fortsetzung der eingezogenen Körperwand. Sie zeigen bei den einzelnen Käfergruppen eine sehr große Formverschiedenheit. Es läßt sich jedoch leicht der Beweis ihrer Homologie führen, zu welchem Zwecke wir sie in der Reihenfolge von außen nach innen betrachten wollen.

Untersuchen wir zunächst das 7. Sternit. Hat es eine Gestalt, wie wir sie bei *Lina* und *Plateumaris* gefunden, so erkennt es auch VERHOEFF als Sternit. 1893, 9 S. 127 sagt er: »Bei den Chrysomeliden erscheint die 9. Ventralplatte[1] häufig hufeisenförmig als ein dünner Chitinbogen. Meist aber sind die Seiten dieses Hufeisens in der Mitte geknickt, werden gerade und rücken gegeneinander, so daß dann eine gabelige Gräte entsteht, welche in der Mitte getrennt ist, oder verbunden. Man kann sich leicht folgende Entwicklungsreihe kombinieren: Hufeisenförmig, ungeknickt (*Lina*); hufeisenförmig, geknickt (*Donacia*); gabelig getrennt (*Chrysomela*); gabelig verschmolzen (*Timarcha*). In welcher Richtung diese Entwicklung der 9. Ventralplatte bei den Chrysomeliden erfolgt sein mag, ist vorläufig nicht sicher anzugeben.« VERHOEFF beschreibt also die Formen, wie wir sie bei *Lina* und — annähernd — bei *Plateumaris* vor uns haben (Textfig. 17 und 48).



Textfig. 61.

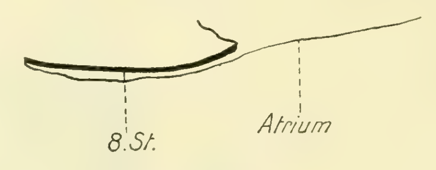
Lina populi ♂ u. ♀: Bauchdecke des Abdomens von der Ventralseite gesehen. Vergr. 7mal.

Aber auch wenn das 7. Sternit eine derartige Abänderung erfahren hat, wie bei *Clytra*, läßt sich eine Homologie mit dem 7. Sternit von

[1] VERHOEFF glaubt oralwärts zwei Sternite ausgefallen und sieht daher in dem siebenten das neunte Sternit.

Lina und *Plateumaris* nach Lage und Funktion leicht ermitteln. Bei *Clytra* ist das Sternit als eine abgeplattete Gräte ausgebildet, wie auf Textfig. 51 ersichtlich. Was hier den Segmentcharakter eventuell in Frage stellen könnte, ist der Umstand, daß sein aborales Ende nicht im Atrium eingelagert ist, sondern frei ins Innere des Körpers hineinragt. Wir können uns aber diese Bildung sehr gut erklären, wenn wir uns vorstellen, daß ursprünglich das ganze Sternit im Atrium eingelagert war, dann sich das Atrium auf der Oberseite des Sternits faltete und schließlich mit diesem verwuchs, wie es uns das Schema (Textfig. 62) veranschaulicht. Verhoeff hat in dieser Form das

Textfig. 62.
Clytra quadripunctata ♂: Schema für die Entstehung des Fortsatzes des siebenten Sternits.



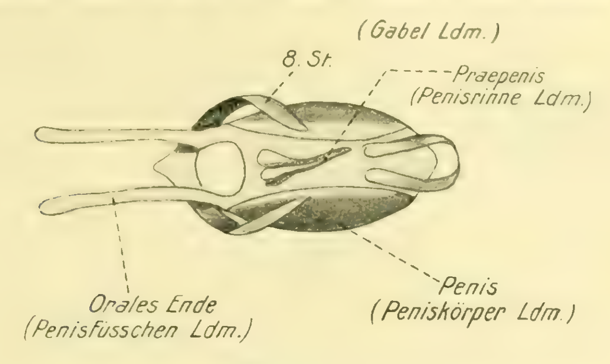
Textfig. 63.
Clytra quadripunctata ♂: Schema eines Längsschnittes durch das achte Sternit.

7. Sternit nicht mehr als solches erkannt und sieht in ihm ein accessorisches Stück, dem er den Namen Spiculum gastrale beilegt, das er allerdings als vom 7. Sternit ausgehend, aber nicht mit diesem identisch ansieht. Das 7. Sternit hält er für fortgefallen (Verhoeff, 1896, 3 S. 114 und 1895, 8 S. 260). Lindemann (1875) bezeichnet dieses Organ als »Stengel«, konnte aber nicht zur Erkenntnis seines segmentalen Charakters gelangen, da er den Copulationsapparat nicht in seiner Gesamtheit betrachtete, sondern nur die einzelnen Stücke gesondert abbildete[1].

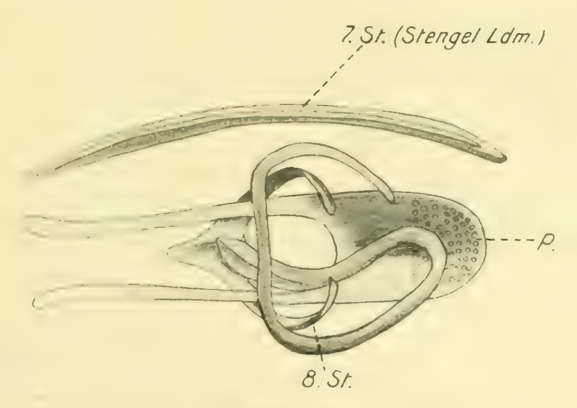
Der Plattencharakter des 8. Sternits tritt von den drei beschriebenen Chrysomeliden am deutlichsten bei *Clytra* hervor, wie aus Text-

[1] Vom Maikäfer bildeten auch Strauss-Dürkheim (1828) und Boas (1893, 1) das siebente Sternit ab, ohne es als solches zu erkennen (Fig. 59). Einen besonderen Namen legen sie ihm nicht bei. Boas bezeichnet es nur als »bande chitineuse«.

fig. 51 und 52 ersichtlich. Das Atrium, von der aboralen Seite kommend, überzieht seine ganze Ventralseite und ist am oralen Rande, wie man sich an einem Kalilaugenpräparat leicht überzeugen kann, mit ihm verwachsen (Textfig. 63). Die Zwischenhaut, die das 8. Sternit mit dem Penis verbindet, ist am aboralen Rande der Platte angewachsen. Das 8. Sternit bildet also mit seiner ganzen Fläche einen Teil der



Textfig. 64.
Polygraphus pubescens ♂: Copulationsapparat nach LINDEMANN (1875).

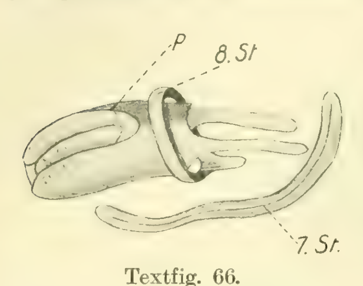


Textfig. 65.
Crypturgus pusillus ♂: Copulationsapparat nach LINDEMANN (1875).

Atrialwand, obwohl es bei der bloßen Betrachtung den Anschein hat, als ob es nur mit dem aboralen Rande am Atrium angewachsen sei (Textfig. 51).

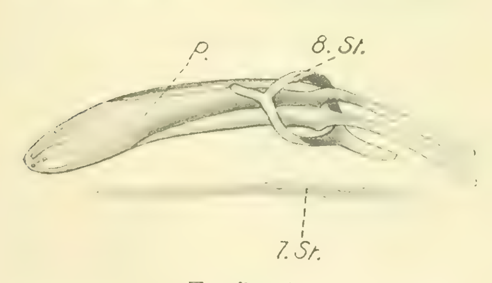
Bei *Lina populi* hat das 8. Sternit bereits eine Umwandlung erfahren (Textfig. 18 und 17). Der oralwärts gerichtete Zipfel steht nämlich senkrecht zur Medianebene des Penis, ebenso wie die Muskelansatzplatte, in die das 8. Sternit oralwärts endet. Eine Aufklärung

über die Entstehung dieser seitlich abgeplatteten Form des 8. Sternits geben uns die Schnittbilder durch ein frisch geschlüpftes Tier (Textfig. 29—31). Hier, wo die Bildung des Chitinskeletes noch nicht abgeschlossen ist, ist das Stück eine horizontale, d. h. frontal zum Penis gerichtete, gebogene Platte. Erst später verwachsen die gegeneinander gebogenen Flächen miteinander und stehen nunmehr vertikal zum Penis.



Textfig. 66.
Pityophthorus exculptus ♂: Copulationsapparat nach LINDEMANN (1875).

Betrachten wir endlich das 8. Sternit von *Plateumaris* (Textfig. 46—48) mit seinem langen aboralwärts gerichteten Ausläufer, so möchte es auf den ersten Blick uns vielleicht nicht als eine Platte erscheinen. Daß aber auch dieses Organ sich darauf zurückführen läßt, dafür geben uns die Bilder, die LINDEMANN vom Penis der Borkenkäfer gegeben hat, einen vortrefflichen Anhalt (Textfig. 64—67). Hier finden wir alle Übergänge. Textfig. 64 zeigt eine einfache bandartige Platte mit einer Verbreiterung in der Mitte, die sich bei Textfig. 65 bereits zu einer längeren Spitze auszieht. Auf Textfig. 66 ist die Spitze, die der Muskelansatzplatte bei *Lina* und *Plateumaris* entspricht, noch deutlicher ausgebildet, und die beiden Schenkel haben sich um den Penis herum zu einem Ring geschlossen. Auf Textfig. 67 zeigt sich der erste Ansatz zu einem aboralen Fortsatz, wie wir ihn bei *Plateumaris* ausgebildet finden.



Textfig. 67.
Cryphalus piceae ♂: Copulationsapparat nach LINDEMANN (1875).

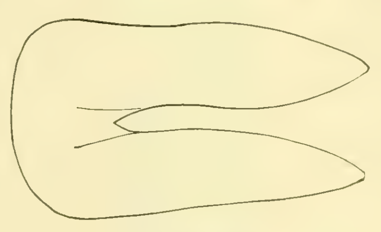
Aus dieser extremsten Form schloß nun VERHOEFF, daß wir in diesem Organ Gonapophysen vor uns hätten entsprechend den Ovipositoren der Weibchen andrer Insektengruppen. Er sieht daher in ihnen ein ursprünglich paariges Organ rechts und links vom Penis, das sich bald nach unten, bald nach unten und oben (»kapseliger Paramerentypus«) ausgedehnt hat. Zeigt das 8. Sternit nicht diese ausgebildete Form wie bei *Plateumaris*, so sieht er das Organ einfach als rudimentär an. 1894, 8 (S. 131) schreibt er: »Die Parameren, welche die Homologa der Ovipositores posteriores vorstellen und einem ventralen

Gliedmaßenpaar entsprechen (wie die vier Paare der Mundteile und die Antennen) fehlen bei Coleopteren (soweit bekannt) nie, sind aber in vielen Fällen einer Reduktion anheimgefallen, ja man kann sagen, daß bei mehreren Ordnungen der Coleopteren (z. B. den Caraboidea und der Familie der Chrysomeliden) geradezu eine Tendenz zum Aufgeben der »Parameren« herrscht. Aber es kommt, wie gesagt, nie zu deren völligem Schwunde«. Diese »Tendenz« zur Reduktion der »Parameren« sieht VERHOEFF (1896, 3 S. 119) gerade bei den Scolytiden verkörpert, indem er sie in der umgekehrten Reihenfolge betrachtet wie ich, als ich an der Hand dieser Gruppe das Entstehen der langen Gräte von *Plateumaris* zu erklären suchte. Er sieht also das Organ (Textfig. 67) als das phylogenetisch ältere an, und bei Textfig. 64 glaubt er seine »Parameren« im völligen Verschwinden begriffen.

Auch bei VERHOEFF ist der Gedanke aufgetaucht, ob wir in diesem Organ ein umgewandeltes Segment vor uns hätten. Er beantwortet diese Frage aber mit einem uneingeschränkten »Nein« (1893, 9 S. 131), und zwar

»1. wegen seiner Lage innerhalb der wie ein Handschuhfinger aus- und einstülpbaren Genitalganghaut[1],

2. weil es gerade den entgegengesetzten Anfangszustand zeigt, wie ein Segment bei Insekten«.



Textfig. 68.
Carabus nemoralis ♂: Achtes Sternit. Vergr. 20mal.

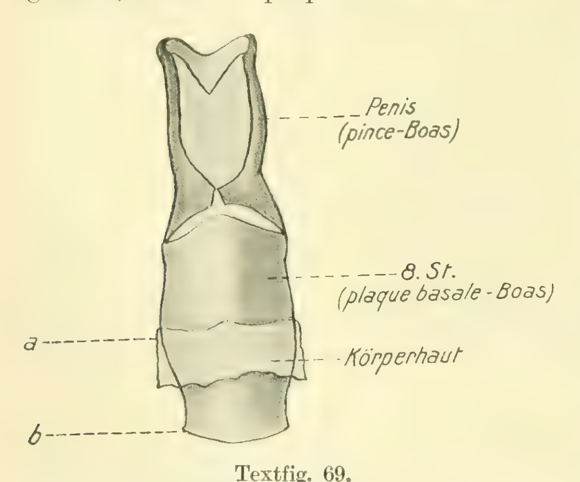
Wollen wir diese beiden Gründe prüfen. Der erste ist nicht stichhaltig. Daß dies Organ wie ein reguläres Segment im Atrium eingelagert ist, habe ich bei *Clytra* gezeigt. Und daß es sekundär einen Fortsatz in das Lumen des Atriums entsendet, spricht nicht im geringsten gegen seinen segmentalen Charakter. Ist doch die Bildung von uneingelenkten Fortsätzen eine häufige Erscheinung der Insektensegmente. (Ich erinnere nur an die *Chrysomele Hispa*.)

Der zweite Grund, den VERHOEFF anführt, ist ungefähr folgendermaßen zu verstehen. Wäre dies Organ ein Segment, so müßte sein segmentaler Charakter bei den ursprünglichsten Käferformen am deutlichsten erkennbar sein. Nun zeigt aber dies Organ bei den niedrigsten Käferformen (Caraben) einen ausgesprochenen Parameren typ, während er nur bei den höheren Formen einen Segmentcharakter trägt. Leider ist VERHOEFF dabei ein sehr grober Irrtum untergelaufen. Er hält näm-

[1] Atrium genitale.

lich die Parameren, die man tatsächlich noch bei den Caraben gut ausgebildet findet, für identisch mit unsrem Organ, während sich dieses außerdem noch als eine deutliche Platte im Atrium ventralwärts vom Penis eingelagert findet, wovon ich mich persönlich überzeugen konnte (Textfig. 68). Diese wahren Parameren sind jedoch bei den meisten Käfern völlig verschwunden.

Eine Stütze für meine Beweisführung bietet in hervorragendem Maße der Copulationsapparat des Maikäfers. Ich wurde auf ihn aufmerksam durch die Arbeit von Boas (1893), nach der auch die Textfig. 69 gezeichnet ist. Hier ist unser Organ zu einer runden Kapsel umgebildet, die Boas »plaque basale« nennt. Daß wir tatsächlich in ihm ein Homologon mit unserm Organ vor uns haben, zeigt uns seine Stellung zwischen 7. Sternit und Penis. Nach dem 6. sichtbaren Sternit folgt die »bande chitineuse«. Von dort schlägt sich die Körperhaut nach innen um und setzt sich bei *a* an diesem Organ an. An einem Kalilaugenpräparat kann man sich jedoch leicht davon überzeugen, daß es von der Stelle an noch die »plaque basale« überzieht und erst an seinem oralen Rande bei *b* mit dieser verwachsen ist. An ihrem aboralen Rande setzt sich dann mittels einer Gelenkhaut die »pince« an, die dem Penis unsrer Käfer entspricht. Daß die »plaque basale« also unserm Organ homolog ist, steht demnach außer Zweifel. Auch Verhoeff glaubt diesen »kapseligen Paramerentypus« mit seinen »Parameren« gleichen Ursprungs, ohne dabei die Haltlosigkeit seiner Theorie zu erkennen. Denn daß sich ein Extremitätenpaar zu einer solchen Kapsel umbilden soll, ist viel weniger leicht denkbar, als daß die Ränder einer Platte sich so weit umbiegen können, bis sie miteinander verwachsen und so ein röhrenförmiges Organ entsteht.



Textfig. 69.
Melolontha vulgaris ♂: Copulationsapparat nach Boas (1892).

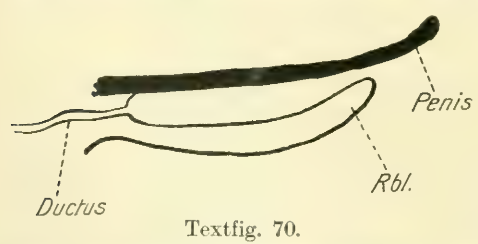
Wir kommen nunmehr zum dritten Teile des Copulationsapparates,

dem Penis, und wollen versuchen, ob wir in ihm die noch fehlende 9. Ventralplatte wiederfinden.

Bereits HAASE (1889, 2) stellt fest, daß der Penis der niederen Insekten aus der äußeren Körperhaut hervorgeht, eine Angabe, die auch von HEYMONS (1896) bestätigt wird. 1913 zeigt KERSCHNER (S. 351), wie die Penisanlagen noch im Puppenstadium äußerlich sichtbar sind. Diese Beobachtungen lassen es nicht als ausgeschlossen erscheinen, daß zu dieser Einstülpung ein Segment verwandt wird, ja die Beobachtung von KERSCHNER macht dies sogar wahrscheinlich. Einen endgültigen Aufschluß über diese Frage werden jedoch die embryologischen Untersuchungen nicht bringen können, da bei den Verwandlungen der Insekten die neue Körperhaut immer wieder selbständig unter der alten entsteht. Eine direkte Umwandlung eines Segmentes in ein andres Organ läßt sich also nicht feststellen. Dagegen glaube ich, daß unsre vergleichend morphologischen Untersuchungen darüber einige Klarheit bringen werden.

Bei unsern drei Käfern besteht der Penis aus einem rings geschlossenen Rohre. Betrachten wir aber die Oberseite des Penis von *Lina populi* (Textfig. 21), so sehen wir in der Mitte deutlich eine Naht, die auf eine Verwachsung schließen läßt. Die beiden Ränder der löffelförmigen Spitze scheinen auch auf eine umgebogene Platte hinzudeuten. Diese Anzeichen haben zwar die Frage nach dem Segmentcharakter des Penis in mir angeregt, können aber selbstverständlich allein nicht als Beweis gelten. Dagegen verschafft uns ein Blick auf die verschiedenen Penisformen, die uns LINDEMANN (1875) von den Borkenkäfern gegeben hat, hierüber wichtige Anhaltspunkte. Ich gebe daher einen Teil dieser Bilder, die für unsern Zweck besonders in Betracht kommen, wieder. Textfig. 65 zeigt uns einen Penis von *Crypturgus pusillus*, von dem LINDEMANN (S. 245) schreibt: »Dieser Körper ist hier sehr wenig entwickelt, so daß er nicht die gewöhnliche Gestalt einer Rinne, sondern die einer abgerundeten schaufelförmigen Platte hat.« Auch *Crypturgus cinerius* Herbst hat nach LINDEMANN (S. 245) eine derartig plattenförmige Gestalt, während *Pityophthorus exculptus* Ratzb. (Textfig. 66) bereits einen zu einer geschlossenen Röhre verwachsenen Penis besitzt. Nur die auf der Oberseite befindliche Öffnung läßt noch den Plattencharakter erkennen. Dazwischen finden sich alle Übergangsstufen, von denen ich hier nur zwei angebe: die von *Cryphalus piceae* (Textfig. 67) und *Polygraphus pubescens* (Textfig. 64). Ob man bei Pithyophthorus (Textfig. 66) auch wie bei *Lina populi* noch die Verwachsungsnaht wahrnehmen kann, gibt LINDEMANN nicht an, ist auch

aus seiner Abbildung nicht zu ersehen[1]. Bei *Plateumaris* habe ich eine Verwachsungsnaht nicht konstatieren können, was aber meiner Hypothese nicht widerspricht, denn ebensogut wie die Ränder so innig miteinander verwachsen können, kann auch phylogenetisch die Verwachsungsnaht schwinden. VERHOEFF kann also seine Theorie nicht stützen, wenn er 1893, 9 (S. 132) schreibt: »Der Penis zeigt also gerade, wie die Parameren, einen Anfangszustand, welcher zu dem eines Segments bei Insekten im Gegensatz steht. Bei den Segmenten der Insekten handelt es sich anfangs stets um mehrere Bestandteile. Der ursprüngliche Penis[2] dagegen ist ursprünglich einfach ein rundes chitinisiertes Rohr.« VERHOEFF denkt bei dem »chitinisierten Rohr« an den Caraben-Penis, hat aber nicht beachtet, daß gerade bei diesem Penis (ich untersuchte *Carabus nemoralis*) eine sehr deutliche Verwachsungsnaht vorhanden ist. Außerdem bieten aber gerade die Caraben einen Anhalt für den Plattencharakter des Penis, da bei diesen ein Paar eingelenkter Gonapophysen daran sitzen. Und da, wie VERHOEFF selbst behauptet und wie es durch die embryologische Untersuchung von HEYMONS wahrscheinlich ist, diese Gonapophysen auf rudimentäre Gliedmaßen zurückzuführen sind, so kann das Organ, auf dem sie eingelenkt sind, wohl nur ein Sternit sein.



Textfig. 70.

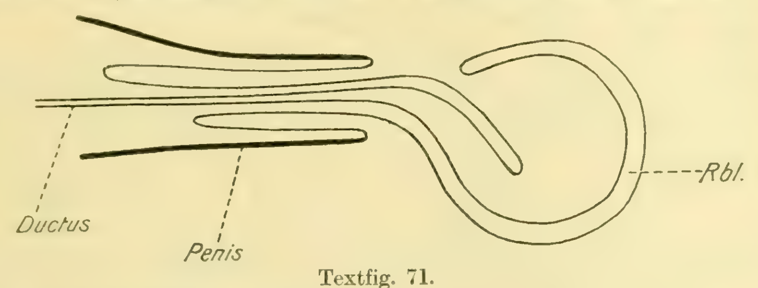
Dytiscus marginalis ♂: Rutenblase, gezeichnet in Anlehnung an BLUNK (1921) (»Penisdeckapparat«).

Nachdem wir nunmehr als richtig annehmen dürfen, daß wir in dem Penis ein umgewandeltes Sternit vor uns haben, ist es nicht schwer, auch für die Rutenblase eine richtige Erklärung zu finden. Man nahm bisher an, daß sie eine Erweiterung des Ductus ejaculatorius sei. Betrachten wir dagegen das Schnittbild (Taf. I), so sehen wir, daß sich das Chitin der Rutenblase deutlich von dem des Ductus unterscheidet. Während wir im Ductus glattes »blaues« Chitin haben, zeigt das der Rutenblase eine ausgeprägte Zähnelung auf einer weichen durch-

[1] Dagegen zeigten sämtliche Formen des Cetoniidenpenis diese Naht, wie aus Taf. I von KRAATZ (1881, 3) hervorgeht.

[2] Ich möchte dem Leser die Definition nicht vorenthalten, die VERHOEFF (1893, 9, S. 121) von dem Penis giebt: »Manche Forscher haben sich damit abgequält, zu erläutern, was denn eigentlich als Penis zu bezeichnen sei. Ich denke, daß die Klarstellung der Parameren auch schon den Begriff Penis klargestellt hat. Das Organ ist Penis, welches (je nach der Lage der Parameren) zwischen, unter, über, oder innerhalb derselben liegt.«

sichtigen Haut (aus Acidochitin bestehend), eine Struktur, die eine Homologie des Ductus mit der Rutenblase als ausgeschlossen erscheinen läßt. Es liegt daher die Wahrscheinlichkeit nahe, daß wir in der Rutenblase nicht den erweiterten Ductus, sondern einen eventuell sekundär eingestülpten Teil der Körperoberfläche vor uns haben: umsomehr als der Ductus meist stark von der Rutenblase abgegrenzt ist: wie wir sehen werden, viel schärfer als die Rutenblase zum Penis. Unter dieser Voraussetzung läßt sich auch der »Penisdeckapparat«, den uns DEMANDT bei *Dytiscus* beschreibt, mit unsrer Rutenblase homologisieren. Dieser »Penisdeckapparat« ist eine häutige Faltung, die dorsalwärts dem rinnenförmigen Penis anliegt (Textfig. 70) und die durch Blut aufgebläht die Form einer Kappe annimmt und so einen Hohlraum bildet, in dem die Spermatophore entsteht. Am Grunde dieser Falte mündet



Textfig. 71.

Melolontha vulgaris ♂: Rutenblase nach BOAS (1912) (»vésicule de la verge«).

der Ductus (Textfig. 70). Eine derartige ventrale Ausbauchung zeigt die Rutenblase auch beim Maikäfer (Textfig. 71), die BOAS (1893) unter dem Namen »vésicule de la verge« beschrieben hat. Sie liegt jedoch innerhalb des rings geschlossenen Penis und bildet so eine Übergangsform zwischen der »Rutenblase« von *Dytiscus* und der unsrer Käfer.

Wie schon erwähnt, setzt sich der Ductus ejaculatorius von der Rutenblase scharf ab. An der Einmündungsstelle hat sich noch ein besonderes Organ herausgebildet: der Präpenis. Allem Anschein nach ist dieser eine spezielle Neubildung, die nicht allen Käfern zukommt. LINDEMANN bildet ihn bei den Scolytiden ab (Textfig. 61) und nennt ihn Penisrinne, STEIN beschreibt ihn bei *Cassida* als »trichterförmigen Aufsatz.« Bei manchen Arten kann er eine außerordentliche Entwicklung zeigen, so z. B. bei unsrer *Clytra* und bei den Coccinelliden, wo VERHOEFF ihn unter dem Namen »Sipho« beschreibt (1895, 7)[1]. Auch

[1] VERHOEFF kennt dies Organ nur bei den Coccinelliden und sieht sich daher veranlaßt, dieser Gruppe (1895, 8, S. 215) den Namen »Siphonophoren« (!) beizulegen. Der Rutenblase gibt er für diese Gruppe auch einen besonderen Namen und nennt sie »Siphonalhaut« (1895, 7, S. 60).

bei *Tenebrio* zeigt der Praepenis eine ziemliche Stärke. Daher kommt es, daß Kerschner, der ihn 1913 beschreibt, ihn als den Penis selbst ansieht und sich damit in Übereinstimmung mit den andern Autoren glaubt. Den Penis selbst hält er daher für die »Parameren« Verhoeffs und die »Valven« Zanders, ein Irrtum, der dadurch entschuldbar ist, daß Kerschner keine andern Käfergruppen zum Vergleich untersucht hat. Daß dieses von Kerschner unter dem Namen »Penis« beschriebene Organ tatsächlich dem von mir aufgestellten Terminus Praepenis entspricht, zeigt schon eine Zählung der Segmente: sechs sichtbare Bauchplatten, 7. und 8. Sternit, das nächstfolgende Organ, das Kerschner als ein Doppelstück (Cardo + Valven) betrachtet, entspricht dem 9. Sternit, also dem von allen bisherigen Autoren als »Penis« bezeichneten Organ. Der »Penis« Kerschners bleibt also als accessorisches Stück übrig und entspricht somit dem Präpenis.

Eine andre Frage wäre freilich die, ob es nicht richtiger wäre, mit der alten Nomenklatur zu brechen, den Penis als 9. Sternit zu bezeichnen und dem accessorischen Stück den Namen »Penis« beizulegen, wozu Kerschner durch falsche Homologisierung geführt wurde. Dies ist aber abzulehnen, da, wie wir bereits gesagt, das Organ nur bei den Käfern vorkommt, bei denen das Sperma auf direktem Wege in das Receptaculum befördert werden soll. Es fehlt wahrscheinlich aber bei allen Arten, die das Sperma in einer besonderen Kapsel absetzen. Wir werden daher weiter das Organ als Penis bezeichnen, das in beiden biologischen Gruppen für die Funktion der Begattung ausgebildet, und nicht das, welches nur bei einem Teil der Coleopteren vorhanden ist.

Wie wir aus Vorliegendem ersehen können, ist es wohl möglich, das Käferabdomen unter einem morphologisch einheitlichen Schema zu betrachten, dem sich — wie ich sicher glaube — auch die bisher noch nicht untersuchten Gruppen fügen werden. In dem Copulationsapparat haben wir umgewandelte Sternite vor uns, wobei wir das Atrium, die Gelenkhaut zwischen 8. Sternit und Penis und die Rutenblase als Zwischenhäute anzusprechen haben. Auch die Longitudinalmuskulatur finden wir dabei wieder in dem Ductor (zwischen 7. und 8. Sternit), dem Ringmuskel (zwischen 8. und 9. Sternit) und den Retractoren der Rutenblase, die wie beim Nachschieber der Larven vom 9. Sternit her zur letzten Zwischenhaut verlaufen.

Die von mir angewandte zum Teil neue Nomenklatur ist so gewählt, daß man sie für alle Gruppen anwenden kann, auch wenn den

Neue Nomenklatur	1914	Chrysomeliden	Atrium genitale	7. Sternit	8. Sternit	Penis (9. Sternit)	Orales Ende des Penis	Rutenblase	Praepenis
Kerschner	1913	Tenebrio	Genitaltasche	7. Sternit	8. Sternit + 8. Terg.	Cardo + Valven		Penistasche	Penis
Blunk	1912	Dytiscus				Penis		Penisdeckapparat	
Demandt	1912	Dytiscus				Penis			
Bordas	1899,3	Timarcha			Plaque basale	Penis			
Verhoeff	1896	Scolytiden		Spiculum gastrale	Gabel (Paramerenrest)	Penis	Femora	Praeputialsack	
„	1895	Coccinelliden	Genitalhaut	9. Sternit	Parameren	Penis	Basalplatten	Siphonalhaut	Sipho
Boas	1892	Melolontha	Cloaque	Bande chitineuse	Plaque basale	Pince	Vésicule de la Verge		
Escherich	1912				Secundäres Stück	Primäres Stück			
Weise	1889	Donaciinen			Fulcrum	Penis			
Lindemann	1875	Scolytiden		Stengel	Gabel	Peniskörper	Penisfüßchen	Ductus ejaculatorius	Anker + Penisrinne
Ormancey	1849						Pédoncule		
Stein	1847				Valves	Rutenkapsel		Rutenblase	Trichter
Burmeister	1832		Praeputium						
Suckow	1828					Hornartige Hülle der Rute		Rute	Eichel

morphologisch homologen Teilen im einzelnen eine ganz spezielle Form und Funktion zukommen sollte. Würde durch diese neuen Bezeichnungen der verwirrenden Menge von Spezialnamen ein Ende gemacht, so wäre dies für die weitere Erforschung des Copulationsapparates der Coleopteren sicher von großem Nutzen. Denn es ist namentlich für den Anfänger sehr schwer, bei den verschiedenen Bezeichnungen die homologen Stücke zu erkennen. Ich gebe daher auf Seite 83 eine Übersicht über die verschiedenen Bezeichnungen, die die bisherigen Autoren verwendet haben, um durch diese Liste das Verständnis der Literatur zu erleichtern.

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Innere Geschlechtsorgane.

S. 10ff. Der Hoden von *Lina populi* besteht aus zwei selbständigen Rosetten von je 14 Follikeln, die beide einen gemeinsamen Ausführungsgang haben (Textfig. 1, 2 und 5). Eine Samenblase fehlt und wird durch den relativ weiten Ausführungsgang ersetzt (Textfig. 4).

S. 17ff. Die bisher für eine Samenblase (vesicul seminal, Bordas) gehaltene Anschwellung des paarigen Ductus ejaculatorius ist ein drüsiges Gebilde, das wir als »Prostata« bezeichnen wollen (Textfig. 1, 2, 12 und 13).

S. 13ff. Das Secret der Anhangsdrüsen wird bereits im Puppenstadium und im Jugendstadium der Imago abgesondert. Zur Zeit der vollen Geschlechtsreife läßt die secretorische Tätigkeit der Drüsenwände nach. Das Secret der Anhangsdrüse besteht aus einer zähflüssigen sirupartigen Masse. Die Ausstoßung des Secrets geschieht nicht durch Muskeln, sondern durch den erhöhten Blutdruck beim Begattungsakt.

S. 15ff. An dem Ductus ejaculatorius unterscheiden wir zwei Hauptteile, den dünneren und stark chitinisierten unteren und den oberen dicken Teil, der mit einer kräftigen Muskelschicht versehen ist. Ersterer mündet in den Penis, letzterer gabelt sich oben. Jeder der beiden Arme verdickt sich am Ende zur Prostata (Textfig. 1, 2, 9, 10 und 11).

Der Copulationsapparat.

S. 20ff. Bei der Teilung der Segmente in Tergite und Sternite ist eine Verschiebung der Halbringe gegeneinander eingetreten, sodaß

z. B. das 4. Tergit über dem 2. Sternit zu liegen kommt (Textfig. 14). Das 7. und 8. Sternit sind in das Körperinnere hineingezogen und bilden einen Teil des Copulationsapparates.

S. 23. Das 7. Sternit ist als ein hufeisenförmiger Chitinbogen im Atrium genitale eingelagert (Textfig. 17). Das 8. Sternit ist dreizipfelig und umschließt mit den beiden aboralwärts gerichteten Zipfeln kreisförmig den Penis (Textfig. 18 und 17).

S. 23ff. Der Penis, der in der Ruhelage 90° um seine Längsachse gedreht ist (Textfig. 1), besteht aus einem rechtwinklig gebogenen Chitinrohr mit dorsoventral abgeplatteter Spitze und senkrecht gespaltenem oralem Teil. Verstärkt wird der Penis durch eine dem Atrium zugehörige Chitinversteifung (Textfig. 17, 19 und Taf. I).

S. 26. Die Spitze des Penis ist mit Sinneskörpern ausgestattet (Taf. I); seine dorsalwärts gelegene Öffnung ist mit einer Verschlußklappe versehen (Textfig. 21).

S. 26ff. Der Penis ist innen mit einem blasenförmigen Gebilde, der Rutenblase, ausgekleidet, die im Ruhezustande stark gefaltet ist (Textfig. 25), während der Copulation jedoch zur Öffnung heraustritt und zu einer ganz charakteristischen Gestalt anschwillt (Textfig. 27). Durch den Penis läuft der dünne Teil des Ductus ejaculatorius hindurch (Textfig. 22 und 23), der mittelst eines besonderen Mündungsstückes, dem Präpenis, durch die Rutenblase nach außen mündet (Fig. 27 und Taf. I).

S. 33f. Wie auf Taf. I ersichtlich, zeigt das Chitin bei der Doppelfärbung: Hämatoxylin, Orange G mannigfaltige Farben, aus denen man die verschiedenen Stufen der Reife, der Härte und der Elastizität des Chitins ersehen kann (s. Tafelerklärung).

Über die Muskulatur des Penis und seine Funktion.

S. 34ff. Die Austreibung des Penis und die Entfaltung der Rutenblase wird durch den erhöhten Druck der Leibesflüssigkeit bewirkt. Die Aufgabe aber, die Rutenblase bei ihrer Gestalt zu erhalten, fällt einem Muskel zu, dem »großen Ringmuskel«. Dieser umschließt das orale Ende des Penis und preßt den Spalt zusammen, sobald der Blutdruck innerhalb des Penis den Höhepunkt erreicht hat (Textfig. 28, 33, 19 und 20). Weitere Muskeln sind die »Retractoren der Rutenblase«, die diese nach beendeter Begattung ins Innere des Penis zurückziehen (Textfig. 33 und Taf. I). Ferner der »Ductor penis« mit seiner vierfachen Funktion:

Drehung nach rechts und links, Vorwärts- und Rückwärtsbewegung des Penis (Textfig. 28, 34 und 35). Drittens der Repressor penis, der den Penis nach beendeter Begattung durch Verengung des Atriums gänzlich ins Innere zurückdrückt (Textfig. 28 und 36). Und endlich die Attractoren der 9. Dorsalplatte, die die Genitalöffnung durch Aufpressen des 9. Tergits nach außen abschließen (Textfig. 36).

Die weiblichen Geschlechtsorgane.

S. 47. Das ♀ unterscheidet sich vom ♂ dadurch, daß bei ihm das 9. Tergit eine einheitliche Platte bildet, während es beim ♂ in der Mitte gefaltet ist (Textfig. 39 und 16).

S. 47. Die ♀ Geschlechtsöffnung befindet sich zwischen dem 8. und 9. Sternit. Das 9. Sternit ist zweigespalten und zu einem Paar tasterartiger Organe umgewandelt (Textfig. 45). Das »Scheidenmastdarmrohr« (Stein) ist sehr kurz (Textfig. 39).

S. 48ff. Die Scheide ist sackförmig und von charakteristischer Gestalt. Eine Begattungstasche fehlt. Das Receptaculum seminis ist hufeisenförmig mit langgestreckter Anhangsdrüse. Der Eiergang ist in der Ruhelage dorsoventral abgeplattet. Die Eierstöcke mit unterständigem Eierkelch tragen je 20 Eiröhren (Textfig. 44).

Die Begattung.

S. 50f. Die Form der Rutenblase entspricht bis ins Einzelne der der Scheide. Sie entfaltet sich nach der Einführung des Penis, und ihre Wandung legt sich dicht der Scheide an. Auf diese Weise wird eine feste Verankerung erzielt (Textfig. 27 und 44).

S. 52ff. Bei der Copulation dringt die Spitze des Präpenis direkt in die Mündung des Samenganges ein, so daß das Sperma direkt vom Präpenis aus in das Receptaculum gepreßt wird (Textfig. 43).

S. 53ff. Das Secret der Anhangsdrüsen hat wahrscheinlich den Zweck, das Sperma vor sich her zu schieben und ein Zurückgleiten zu verhindern. Die Aufgabe, das Sperma zu verdünnen, hat die »Prostata«.

Der Copulationsapparat anderer Chrysomeliden.

Bei *Plateumaris sericea* und *Clytra quadripunctata* finden wir ähnliche Verhältnisse wie bei *Lina populi*. Doch sind auch bemerkenswerte Abweichungen zu verzeichnen.

S. 56ff. So ist das 8. Sternit bei *Plateumaris* zu einem Greiforgan umgewandelt (Textfig. 46). Dementsprechend hat auch die Muskulatur eine Abänderung erfahren (Textfig. 48).

S. 58ff. Der Penis von *Clytra* zeigt eine außerordentliche Größe. Das 8. Sternit ist plattenförmig und bedeckt die ovale Öffnung am oralen Teil des Penis (Textfig. 51 und 52). Der Präpenis ist nadelförmig, von außerordentlicher Länge (Textfig. 53) entsprechend dem ungewundenen Samenleiter des Receptaculum seminis beim ♀. Der Penis liegt in der Ruhelage nicht seitwärts gedreht, wie bei *Lina* und *Plateumaris*, sondern symmetrisch im Abdomen.

Biologische Bedeutung der Komplikation des Copulationsapparates.

S. 63ff. Auch bei nahe verwandten Arten, wie bei *Lina populi* und *Lina tremulae*, zeigt sich eine Verschiedenheit in der Gestalt der Rutenblase (Textfig. 27 und 57), sodaß auf diese Weise eine Kreuzung solcher Arten miteinander verhindert wird.

Vergleichend morphologische Erörterungen über die Phylogenie des Copulationsapparates.

S. 67ff. Bei der Imago der Käfer finden wir neun Tergite, aber bloß sechs Sternite. Die Differenz beträgt also drei. Aus drei Stücken finden wir aber auch den Copulationsapparat zusammengesetzt, und durch vergleichend morphologische Betrachtung läßt sich feststellen, daß wir es hier mit umgewandelten Sterniten zu tun haben. Der Penis selbst wird aus dem 9. Sternit gebildet. Das Atrium haben wir demnach als Intersegmentalhaut anzusehen, ebenso die Rutenblase.

Die Verhältnisse bei den ♂♂ entsprechen also denen der ♀♀, bei denen bereits Stein (1847) den segmentalen Ursprung der Genitalstücke festgestellt hat.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1669. Malpighi, Dissertatio epistolica de Bombyce, Londoni 1669.

1734. Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Paris 1734.

1738. Swammerdam, Biblia naturae sive historia Insectorum. Leyden 1737 – 1738.

1811. Malinowsky, Beobachtungen außen sichtbarer Geschlechtsanhänge einiger Käfergattungen und -arten. Neue Schriften der Naturforscher in Halle. Bd. I. Hft. 6. 1811.

1815. H. M. Gaede, Beiträge zur Anatomie der Insekten. Altona 1815.

1820. J. F. Hegetschweiler, De insectorum genitalibus. Dissert. Turici 1820.

1824. M. v. Audouin, Lettre sur la Génération des Insectes. Annal. des sc. natur. 1824. Ser. 1. Bd. II. p. 281—285.

1825. 1. L. Dufour, Recherches anatomiques sur l'Hippbosque des Chevaux. Annal. des sc. natur. Bd. IV. 1825.

2. — Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. Annal. des sc. nat. Bd. VII. 1825 et Bd. VIII. 1826.

1828. 1. Strauss-Dürkheim; Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris und Straßburg 1828.

2. Suckow, Geschlechtsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschr. für organ. Physik. Bd. II. S. 231. 1828.

1830. M. G. Gené, Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Cryptocéphales et des Clythres. Annal. des sc. natur. Paris 1830.

1832. Burmeister; Handbuch der Entomologie. 1832.

1835. L. Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hymenoptères et les Nevroptères. Annal. des sc. natur. Bd. IV. 1835.

1837. 1. Brandt und Ratzeburg, Medizinische Zoologie. Bd. II. S. 119. 1837.

2. C. Th. v. Siebold, Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. Müllers Arch. 1837. S. 381 ff.

1839. Ratzeburg, Erster Nachtrag zu Ratzeburgs Forstinsekten. Bd. I (Käfer) Berlin 1839.

1842. R. Wagner, Lehrbuch der speziellen Physiologie. Erstes Buch: Von der Zeugung und Entwicklung. Leipzig 1842.

1844. L. Dufour, Anatomie des Diptères. Annal. des sc. natur. Bd. III. Zool. Hft. 1.

1847. F. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monogr. d. weibl. Geschlechtsorgane der Käfer. Verlag Dunker u. Humbert. Berlin 1847.

1848. C. Th. v. Siebold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin 1848.

1849. 1. M. Lacaze-Duthiers, Recherches sur l'armure génitale des Insectes. Annal. des sc. natur. Bd. XII. 3. Serie. Zool. p. 353—375. Paris 1849.

2. Ormancey, Recherches sur l'étui pénial considéré comme limide de l'espèce dans les Coléoptères. Annal. des sc. natur. 3. Serie. Zool. Bd. XII. 1849.

1851. L. Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle de ces insectes. Mémoires prés. par div. sav. à l'Acad. des sc. Sc. mathématiques et phys. Bd. XI. Paris 1851.

1859. F. Leydig, Zur Anatomie der Insekten. Reicherts und Du Bois-Rémonds Arch. f. Anat. 1859.

1863. Schaum, Über die Zusammensetzung des Kopfes und die Zahl der Abdominalsegmente bei den Insekten. Arch. f. Naturgesch. S. 247. Nachtrag S. 365. 1863.

1866. F. Leydig, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. Bd. XXXIII. 1866.

1875. LINDEMANN, Vergleichend anatomische Untersuchungen über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer. Bulletin de la Sociét. Imp. des naturalistes de Moscou. Bd. XXXXIX. 1. Teil. S. 196—252. 1875.

1876. 1. BRUNNER V. WATTENWYL, Die morphologische Bedeutung der Segmente, speziell des Hinterleibes bei den Orthopteren. Festschr. d. Zool.-Botan. Gesellsch. Wien 1876.

2. O. SCHMIDT, Handbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1876.

1878. 1. HUXLEY, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere (Übersetzung von SPENGEL). Leipzig 1878.

2. G. KRAATZ, Über den wirklichen Wert der verschiedenen Bildungen der Forcepsspitzen für die spezifische Unterscheidung der Carabus-Arten. Deutsche Entomologische Zeitschr. S. 257—262. 1878.

1881. 1. H. GOSSE, On the clasping-organs ancillary to generation in certain groups of the Lepidoptera. Transactions of the Linnean society 2. ser. Zool. Bd. II. London 1881.

2. G. KRAATZ, Über die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für die Systematik und Artunterscheidung. Deutsche Entomol. Zeitschr. S. 113—126. 1881.

3. — Über das männliche Begattungsglied der europäischen Cetoniden und seine Verwendbarkeit für deren scharfe spezifische Unterscheidung. Deutsche Entomol. Zeitschr. S. 129—142. 1881.

1883. A. PALMÉN, Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten. Morph. Jahrb. Bd. IX. 1883.

1884. A. PALMÉN, Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Eine neue monographische Untersuchung Helsingfors. 1884.

1886. 1. C. SPICHARDT, Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführungsgänge bei Lepidopteren. Verhandl. d. Naturhist. Vereins Rheinlande. Jahrg. 43. 1886.

2. J. WEISE, Die Einrichtung des Chrysomeliden- und Coccinellidenpenis. Verhandl. d. Naturforscherversamml. zu Berlin. 1886. Ent. Sekt.

1888. E. HOFFER, . . . Mitteil. d. Naturwissenschaftl. Vereins f. Steiermark. 1888.

1889. 1. DZIEDZICKI, Revue d'espèces européennes du genre »Phronia« Winnertz. Horae soc. ent. Rossik XXIII. 1889.

2. E. HAASE, Abdominalanhänge der Insekten. Morphologische Jahrb. Bd. XV. Breslau 1889.

3. J. WEISE, Forcipes verschiedener Arten von Clytrinen-Gattungen mit Taf. II Fig. 14—35. Deutsche Entomol. Zeitschr. S. 417. 1889.

4. — Forcipes verschiedener Arten von Donaciinen usw. Deutsche Entomol. Zeitschr. S. 417—418. Taf. III. 1889.

1890. 1. V. GRABER, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten.

2. O. HOFMANN, Beiträge zur Kenntnis der Butaliden. Stettiner Entomol. Zeitschr. S. 206. 1890.

1891. 1. O. BÜTSCHLI und W. SCHEWIAKOFF, Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln v. Arthropoden. Biol. Zentralbl. Bd. XI. S. 33—39.

2. H. J. KOLBE, Einleitung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1891.

3. F. LEYDIG, Zu den Begattungszeichen der Insekten. Arb. aus d. Zool. Instit. Würzburg. Bd. X. S. 39—55.

1891. 4. J. Vosseler, Untersuchungen über glatte und unvollkommen gestreifte Muskeln der Arthropoden. Tübingen 1891.

1892. 1. C. Escherich, Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. Verhandl. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien. Bd. XXXXII. S. 225—240.

2. W. Nagel, Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.

1893. 1. J. E. V. Boas, Organe copulateur et accouplement du hanneton. Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs. p. 239—261. Kopenhagen 1892.

2. Bordas, Sur l'appareil génital mâle des Hymenoptères. Comptes rend. hebd. des séances de l'acad. des sciences. Bd. CXVII. p. 746—748.

3. K. Escherich, Vorläufige Erwiderung auf Verhoeffs Kritik über meine Arbeit »Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten«. Entomol. Nachr. 19. Jahrg. S. 129—133. 1893.

4. — Zur Kenntnis der Coleopterengattung Trichodes Herbst. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. Bd. XXXXIII. S. 149—203. 1893.

5. J. Jngenitzky, Zur Kenntnis der Begattungsorgane der Libelluiden. Zool. Anz. 16. Jahrg. S. 405—407. 1893.

6. Peytoureau, Recherche sur l'anatomie et le développement de l'armure génitale mâle des Insectes orthoptères. Comptes rend. hebd. des séances de l'acad. des sc. Bd. CXVII. p. 239—295. Paris 1893.

7. — Recherche sur l'anatomie et le développement de l'armure génitale femelle des Insectes orthoptères. Comptes rend. hebd. des séanc. de l'acad. des sc. Bd. CXVII. p. 749—751. Paris 1893.

8. C. Verhoeff, Bemerkungen zu C. Escherich: Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. Ent. Nachr. 19. Jahrg. S. 33—45. 1893.

9. — Vergleichende Untersuchungen über Abdominalsegmente und Copulationsorgane der männlichen Coleoptera; ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft derselben. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 113—170. 1893.

10. — Erwiderung auf K. Escherichs Bemerkungen in Nr. 9 der Ent. Nachr. Ent. Nachr. 19. Jahrg. S. 227—234. 1893.

11. — Kurze Bemerkungen über die Bedeutung der Genitalanhänge der Phylogenie. Ent. Nachr. 19. Jahrg. S. 283—285. 1893.

12. — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente insbesondere die Legeapparate der weibl. Coleoptera. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 209—260. 1893.

13. — Finden sich für die Laminae basales der männlichen Coleopteren Homologa bei Hymenopteren? Zool. Anz. 16. Jahrg. S. 407—412.

14. J. Weise, Erichsons Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. 1. Abt. Coleoptera bearb. von J. Weise. 1893.

1894. 1. C. G. Calver, Käferbuch. 5. Aufl. Stuttgart 1894.

2. K. Escherich, Bemerkungen über Verhoeffs »primäre« und »sekuudäre« Sexualcharaktere der Insekten. Ent. Nachr. 20. Jahrg. S. 17—19, 32. 1894.

3. K. Escherich, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII. S. 620—641. 1894.

1894. 4. O. Schwarz, J. Weise, Bemerkungen zu Herrn C. Verhoeffs Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera. (Deutsche Entom. Zeitschr. S. 113. 1893.) Deutsche Entom. Zeitschr. S. 153—157. 1894.

5. C. Verhoeff, Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Coleoptera. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 177—188. 1894.

6. — Zur vergleichenden Morphologie der »Abdominalanhänge« der Coleopteren. Ent. Nachr. 20. Jahrg. S. 93—96. 1894.

7. — Über primäre und sekundäre Sexualcharaktere der Insekten. Ent. Nachr. 20. Jahrg. S. 101—109. 1894.

8. — Zur Kenntnis des Hinterleibes der Cleriden. Ent. Nachr. 20. Jahrg. S. 155—157. 1894.

9. — Vergleichende Morphologie des Abdomen der männlichen und weiblichen Lampyriden, Canthariden, Melachiiden, untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Dorsaldrüsen. Arch. f. Naturgesch. 60. Jahrg. Bd. I. Hft. 2. S. 129—210. 1894.

10. — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera, Heteroptera und Homoptera. Verh. Nat. Ver. Bonn. 50. Jahrg. S. 307—374. 1894.

11. — Beiträge zur Kenntnis des Abdomens der männlichen Elateriden. Zool. Anz. 17. Jahrg. S. 100—106. 1894.

12. — Zur Kenntnis der Copulationsorgane der Juliden. Zool. Anz. 17. Jahrg. S. 321—325. 1894.

13. J. Weise, Figurentafel II und die Erklärungen dazu. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 266—267. 1894.

1895. 1. L. Bordas, Appareil génital mâle des hyménoptères. Ann. sc. n. Bd. XX. p. 103—184. 1895.

2. R. Heymons, Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1895.

3. E. Kluge, Das männliche Geschlechtsorgan von Vespa germanica. Arch. f. Nat. 61. Jahrg. S. 159—198. 1895.

4. S. A. Peytoureau, Contribution à l'étude de la Morphologie de l'Armure génitale des Insectes. Thèses de doct. Bordeaux 1895.

5. O. Schwarz, Entgegnung auf Verhoeffs Erwiderung über den Copulationsapparat männlicher Coleopteren. Deutsche Entom. Zeitschr. p. 27—36. 1895.

6. C. Verhoeff, Über den Copulationsapparat männlicher Coleopteren: Erwiderung auf die Bemerkungen der Herren O. Schwarz und J. Weise auf S. 153 der Deutschen Entom. Zeitschr. Ebenda S. 65—73. 1895.

7. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden und über die Hinterleibsmuskulatur von Coccinella. Zugleich ein Versuch, die Coccinelliden anatomisch zu begründen und natürlich zu gruppieren. Arch. f. Nat. Gesch. 61. Jahrg. Bd. I. Hft. 1. S. 1—80.

8. — Vergleichende morphologische Untersuchungen über das Abdomen der Endomychiden, Erotyliden, Languryiden (im alten Sinn) und über die Muskulatur des Copulationsapparates von Triplex. Arch. f. Nat. Gesch. 61. Jahrg. Bd. I. Hft. 2. S. 213—287. 1895.

1895. 9. J. Weise, Entgegnung auf Verhoeffs Erwiderung S. 65—78. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 19—27. 1895.

1896. 1. R. Heymons, Über abdominale Körperanhänge der Insekten. Biol. Zentralbl. Bd. XVI. S. 854—864. 1896.

2. Lécaillon, Note rélative à la coque excrémentitielle des oeufs et des larves de certains Insectes en particulier du clythra quadripunctata. C. R. Soc. Biol. Paris (10). Bd. III. p. 506—510. 1896.

3. C. Verhoeff, Über das Abdomen der Scolytiden, ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Hinterleibes der Coleopteren. Arch. f. Nat. 62. Jahrg. Bd. I. Hft. 2. S. 109—144. 1896.

1897. 1. L. Bruel, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Anexen von Calliphora erythrocephala. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie und Ont. Bd. X. S. 511—608. 1897.

2. R. Heymons, Bemerkungen zu den Anschauungen Verhoeffs über die Abdominalanhänge der Insekten. Zool. Anz. Bd. XX. S. 401—404. 1897.

3. F. Klapalek, Über die Geschlechtsteile der Plecopteren mit besonderer Rücksicht auf die Morphologie der Genitalanhänge. Sitzber. d. Akad. Wien. Bd. CV. S. 683—738. 1897.

4. C. Verhoeff, Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insekten und Myriopoden. Zool. Anz. Bd. XX. S. 263—300. 1897.

1898. 1. R. Heymons, Bemerkungen zu dem Aufsatz Verhoeffs. Zool. Anz. Bd. XXI. S. 173—180. 1898.

2. C. Verhoeff, Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. Zool. Anz. Bd. XXI. S. 32—39. 1898.

1899. 1. L. Bordas, Considérations générales sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères à testicules composés et disposés en grappes. (Vorl. Mitteilung.) Compt. Rend. Bd. CXXIX. 1899.

2. — Recherches sur les organes génitaux mâles de quelques Cerambycidae. Annales de la Société Ent. de France. Vol. LXVIII. p. 508—515. 1899.

3. — Recherches anatomiques et histologiques sur les organes reproducteurs mâles des Chrysomelidae. Journ. Anat. Phys. Paris. 35. Année. p. 385—407. 1899.

4. R. Heymons, Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zool. Zentralbl. 6. Jahrg. Nr. 16. S. 537—556. 1899.

5. — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Acta Acad. Leop. Bd. LXXIV. 1899.

1900. 1. L. Bordas, Étude anatomique des organes générateurs mâles des Coléoptères à testicules composés et fasciculés. Comptes rend. des séances de l'Académie des sc. Bd. CXXX. Paris 1900.

2. — Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères (Anatomie comparée, histologie matière fécondante). Ann. sc. Zool. Bd. XI. p. 283—448. 1900.

3. v. Klinkhardt, Beiträge zur Morphologie und Morphogenie des männlichen Genitalapparates der Rhopaloceren. Erlanger Dissertation. Leipzig 1900.

4. H. Stitz, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XIV. S. 135—176. 1900.

1900. 5. E. Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII. S. 461—489.

1901. 1. L. Poljanec, Zur Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. Arb. Zool. Institut Wien. Bd. XIII. S. 155—196.

2. H. Stitz, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. 2. Der weibliche Genitalapparat. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XV. S. 385—434. 1901.

3. E. Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. S. 192—235. 1901.

1902. 1. F. Negusar, Vorläufige Mitteilungen über die Resultate der Untersuchungen am weiblichen Geschlechtsorgan des Hydrophilus piceus. Zool. Anz. Bd. XXV. S. 607—610. 1902.

2. L. Schröder, Studien über das männliche Genitalorgan einiger Scolytiden. Arch. f. Naturw. 68. Jahrg. S. 79—112. 1902.

1903. 1. J. Gross, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XVIII. S. 71—186. 1903.

2. C. Verhoeff, Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. Zool. Anz. Bd. XXVI. S. 60—77. 1903.

3. E. Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Z. w. Z. Bd. LXXIV. S. 557—615. 1903.

1904. H. Stitz, Zur Kenntnis des Genitalapparates der Trichopteren. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XX. S. 277—314. 1904.

1906. B. Wandolleck, Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XXII. S. 477—576.

1907. 1. Kulagin, Zur Naturgeschichte der Mücke. Zool. Anz. Bd. XXXI. S. 865—881. 1907.

2. Th. Saling, Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. LXXXVI. 1907.

1909. Berlese, Gli Insetti. Milano 1909.

1911. G. Fuchs, Über den Penis der Borkenkäfer. V. d. Ges. d. Nat. u. Ärzte. 1911. Teil 2. S. 424—425.

1912. 1. A. Adam, Bau und Mechanismus des Rec. sem. bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jahrb. Bd. XXXV. Hft. 1. 1912.

2. H. Blunk, Das Geschlechtsleben von Dyt. marg. I. Teil. Die Begattung. Zeitschr f. wiss. Zool. Bd. CII. S. 167—248. 1912.

3. Demandt, Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.

4. R. Hochreuther, Die Hautsinnesorgane von Dypt. marg. L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. Hft. 1. 1912.

5. G. W. Müller, Der Enddarm einiger Insekten als Bewegungsorgan. Zool. Jahrb. Suppl. 15, Bd. 3. 1912.

1913. 1. H. Blunk, Das Geschlechtsleben des Dypt. marg. L. II. Teil. Die Eiablage. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. Hft. 1. 1913.

2. Th. Kerschner, Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparates von Tenebrio molitor. Zool. Jahrb. Bd. XXXVI. S. 337—376. 1913.

1914. P. Brass: Das 10. Abdominalsegment der Käferlarven als Bewegungsorgan. Zool. Jahrb. 37. Bd. 1914.

Erklärung der Tafel.

Tafel I.

Lina populi ♂: Längsschnitt durch den Penis. Vergr. 50mal.

Färbung: Hämatoxylin, Orange G. (Nur das Chitin ist farbig wiedergegeben.)

Es färbt sich:

blau: das unausgereifte Chitin,

orange: das geschmeidige, nicht elastische Chitin.

Braun und gelb ist Eigenfärbung des elastischen Chitins: Je dunkler, desto spröder, je heller, desto elastischer.

Experimentelle Daten zum Erkennen der Artemia-Gattung.

Von

Dr. A. Abonyi,

Privatdozent, Budapest.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität in Budapest. Direktor: Dr. G. Entz, K. ung. Hofrat, öffentl. ord. Univ.-Professor.)

Mit 13 Figuren im Text und Tafel II—IV.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 69

II. Die historische Entwicklung unserer Kenntnis der Artemia-Gattung 79

III. Von den bisher beschriebenen Artemia-Arten 121

IV. Das Systemverhältnis der früheren Branchipus- und Artemia-Familien 141

V. Die der Konzentration des Seewassers zuzuschreibenden Formmodifikationen an den Artemien und an anderen Branchipusen . . . 119

VI. Die heutige Stellung der Gattung Artemia in der Systematik, deren Formen und Ort ihres Vorkommens 123

VII. Die Variation der Arten der Gattung Artemia in alter und neuer Beleuchtung 128

VIII. Die Verschiedenheit der Zuchtflüssigkeiten. Salinen. Salzseen. Natronlaugeseen. Künstliche Salzlösungen 131

IX. Die Provenienz meines Versuchsmaterials. Meine an den Artemien gemachten biologischen Beobachtungen. Männliche Tiere 134

X. Meine Artemia-Züchtungen von Süßwasser angefangen bis zur Grenze der Kristallisationsdichtigkeit 137

XI. Die der Salzkonzentration entsprechende Form. Die Modifikation des Gabelfortsatzes. Änderung des Wuchsverhältnisses 140

XII. Variationsreihe und die Rolle der Neotenie hierbei 143

XIII. Darstellung der Konstanten der Variationen mit Kurve 146

XIV. Die Eigentümlichkeiten der NaCl-Variantenkurve und die Bezeichnungsweise der dazu gehörenden Artemia-Formen 152

XV. Experimentelle Daten der beständigen und veränderten Konzentrationen der neutralen Salzlösungen, sich auf die Kurve NaCl beziehend 154

Seite
XVI. Von dem wirklichen Wert der Gattung Artemia 157
XVII. Folgerung aus der Summierung der Resultate 160
XVIII. Schluß 161
XIX. Literaturverzeichnis 162
XX. Die Erläuterung der Tafeln II—IV 168

Einleitung.

Die Wellen der durch Darwins epochemachende Werke erweckten Revolution haben das Bollwerk der Stabilität der Arten schon gründlich erschüttert, als zu den Prinzipien der Entstehung und Veränderung der Arten nach der neuen Lehre angeführten zahlreichen Beispielen der russische Biologe Schmankewitsch im Jahre 1872 überraschende neue Daten lieferte, welche die Veränderung der Art, nur auf Grundlage der Veränderung gewisser äußerer Faktoren, so zu sagen von einem Tag auf den andern, beweisen. Nach den Untersuchungen Schmankewitschs hat sich die im Salzwasser lebende *Artemia salina* M. Edw. nach Zunahme der Konzentration des Salzwassers in die Art *Artemia mühlhauseni* M. Edw. verwandelt, hingegen haben sich nach Diluierung der Salzlösung bei der *Artemia salina* solche Artcharaktere gezeigt, welche der Schwestergattung *Branchipus* zukommen. Hingegen wandelt sich der *Branchipus ferox* M. Edw. des Süßwassers während seines Lebens im Salzwasser stufenweise in den *Branchipus medius* Schmankewitsch um, den er deshalb so benannte, weil er ihn als Übergang in die *Artemia*-Art betrachtet.

In den Erklärungen Darwins der Umwandlung der Arten spielen eine kaum zu berechnende lange Zeit, wenigstens eine lange Reihe von Generationen, eine Rolle, während welcher mittelst Auslese oder Anpassung die neue Form — die neue Art — sich stufenweise herausbildete. Nun erscheint eine Art, bzw. erscheinen einige Arten, welche nicht Jahrtausende oder Jahrmillionen zur Umwandlung in neue Arten bedürfen; es genügen für sie einige Generationen, welche sie vom Frühling bis zum Herbst, unter mehr oder weniger günstigen Lebensverhältnissen, durchmachen.

Wenige experimental-zoologische Abhandlungen haben so großes Aufsehen und Interesse erregt, als die des Schmankewitsch. Die im Originale russisch geschriebenen Abhandlungen sind binnen kurzem übersetzt oder umgearbeitet in englischen, französischen und deutschen Fachzeitschriften erschienen. Diesen folgten gekürzte Bekanntmachungen und Kritiken in großer Zahl. Die *Artemia*-Gattung

bildet seitdem, teils zur Aufklärung der Frage der Veränderung der Arten, teils wegen deren besonderer Lebensverhältnisse, den Gegenstand zahlreicher Untersuchungen und Abhandlungen, nach welchen SCHMANKEWITSCHS Daten, bzw. deren Erklärungsweise, was ihre Richtigkeit anlangt, zustimmend oder nicht zustimmend beurteilt werden.

In der großen Menge der die *Artemia* betreffenden Abhandlungen ist der Schwerpunkt der Hauptfrage, die Artumänderung nämlich, ein wenig beiseite geschoben worden, weil das Problem nicht als von so großer Bedeutung sich zeigte, als es auf den ersten Blick erschien. Die Frage ist jedoch ungelöst geblieben, neben welcher noch neuere auftauchten, von deren systematischer Zusammenstellung und Weiterentwicklung ich mit Benutzung älterer und neuerer Daten der betreffenden Literatur, auf eigenen Beobachtungen beruhend, ein zusammenhängendes einheitliches Bild zu geben, hiermit versuche.

Langsam und stufenweise ist die Frage in das Stadium ihrer gegenwärtigen Klärung gelangt. In der durch die ursprünglichen Beschreibungen ins Unendliche gewachsenen Zahl der *Artemia*-Arten und -Varietäten konnte man sich kaum orientieren. Ein Teil der Systematiker vereinigte früher verschiedene Arten, der andre hingegen zersplitterte die *Artemia*-Arten hauptsächlich nach Fundorten. Sowohl das eine als das andere Extrem dachte auf Grund der reichen Variation der vereinigenden oder trennenden Zeichen, neuere allgemeine Gesichtspunkte, behufs Systematisierung dieser, der Ordnung sich nicht fügen wollenden Crustacea-Gruppe, gefunden zu haben.

Gehen wir in Ordnung vor! Betrachten wir zuerst die historische Entwicklung der Frage, damit wir die aus meinen Beobachtungen zu folgernden Resultate mit den bestehenden Daten organisch in Einklang bringen, und soweit es möglich aus denselben allgemeinen Wert besitzende Beziehungen feststellen können.

I. Die historische Entwicklung unserer Kenntnis der Artemia-Gattung.

Die Artemien sind den in der Umgebung von Salzseen wohnenden Völkern und in den Salinen beschäftigten Menschen gewiß schon von jeher bekannt, dies beweist deren zahlreiche populäre Benennung[1]. Das Interesse der Männer der Wissenschaft erweckten sie jedoch erst vor anderthalb Jahrhunderten.

Im Oktober des Jahres 1755 beobachtete der englische Arzt und

[1] »Sóféreg«, »Salztierchen«, »Brineworm«, »Brine shrimp«, »verme de sale«, »Bahar el dud« (= Seewurm), Fezzan-wurm usw.

Naturforscher SCHLOSSER (88) in Süd-Hampshire, als er die Salinen Lymingtons untersuchte, mit Verwunderung, daß in dem zur konzentrierten Sole verdichteten Seewasser noch kleine gegliederte Tiere lebten, welche durch ihre rote Farbe auffielen und durch lebhafte Schwimmbewegungen die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich lenkten. Sie wimmelten in dem die Sole fassenden Becken in solcher Menge, daß sie ihr eine rote Farbe verliehen. SCHLOSSER sendete eine am 6.—7. Oktober des bezeichneten Jahres datierte briefliche Mitteilung über die Lymingstoner Krebschen an MATY, den Redakteur des Journal Brittannique. Diese Mitteilung ist bald darauf erschienen. Diese sonderbaren Krebschen haben wegen ihres eigentümlichen Aufenthaltsortes und ihrer rätselhaften Lebensverhältnisse großes Interesse erregt. Besonders auffällig war die so hohe Dichtigkeit der Flüssigkeit, in welcher sie vorkamen, welche kein anderes Tier vertragen hätte. Um dem großen Interesse zu genügen, hat GAUTIER in der Pariser »Observations sur la Physique« im nächsten Jahre (1756) SCHLOSSERS Mitteilung mit kolorierten Tafeln versehen nochmals drucken lassen.

LINNÉ (75) führt schon im Jahre 1758 in der 10. Auflage der »Systema naturae« diese im Salzwasser vorkommenden Krebschen mit dem Namen *Cancer salinus* an. Es ist jedoch in dieser Beschreibung, wie SIEBOLD anführt, ein Fehler, welcher die Vermutung zuläßt, daß dem LINNÉ die von SCHLOSSER im Jahre 1755 gegebene ursprüngliche Beschreibung nicht bekannt gewesen sei. LINNÉ erwähnt nämlich 10 Paar Füße, während SCHLOSSER, richtig, »22 das heißt auf beiden Seiten je 11 Füße« angibt. Es ist zwar wahr, daß LINNÉ im Irrtum war, aber hieraus kann man um so weniger darauf schließen, daß ihm die in Frage stehende Arbeit unbekannt gewesen wäre, als er in der 10. Auflage der »Systema naturae« sich auf die in dem »Journal Britannique« MATYS erschienene Mitteilung SCHLOSSERS berufend, den benannten *Cancer salinus* folgendermaßen beschreibt: »Cancer macrourus articularis, manibus adactylis, pedibus patentibus, cauda subulata« »Matii diar. brittan. 1756[1].

Habitat in Angliae Salinis Limingtonianis. *D. Schlosserus.*

Corpus pediculo majus, oblongum. Oculi distantes laterales, pedunculati. Antennae setaceae, corpore breviores. Cauda filiformi subulata, exserta, longitudine corporis. Pedes utrinque 10 patentes et quasi primati digesti.«

[1] Die Mitteilung SCHLOSSERS erschien noch im Jahre 1755.

Siebold und Friedenfels haben irrtümlich Obiges behauptet, was übrigens Linné nahezu rechtfertigt, denn Schlossers Beschreibung war richtig und dem Gegenstand entsprechend. Es ist vielleicht richtiger, die Sache so aufzufassen, daß Linné hierauf kein Gewicht legte; ist er doch bei der Beschreibung einer anderen ähnlich geformten *Branchipus* (*Cancer*) *stagnalis* auch nicht mit übermäßig großer Genauigkeit vorgegangen, denn er beschreibt hier die Zahl der Füße wie folgt: »pedes multi (12 circiter) ad latera corporis«.

Ich habe all dieses deshalb hervorgehoben, weil nachher, als die Linnéschen Beschreibungen als Dogmen galten, dieses Vorurteil Anlaß zu manchem Mißverständnisse gab.

Zu derselben Zeitperiode (1771) erwähnt Pallas (83) diese Salzwasserkrebschen aus den Salzseen Sibiriens, von seiner russisch-asiatischen Reise berichtend.

Fabricius (51) reiht sie mit dem Namen *Gammarus salinus* unter die Garnelae (Entomol. syst. II. p. 518). Von dieser Zeit an erscheint das »Lymingtoner Krebschen« abwechselnd mit dem Namen *Cancer salinus* und *Gammarus salinus* immer auf Linnés fehlerhafte Daten basierend, ohne jedoch Schlossers Abhandlung zu berücksichtigen. Die Systematiker jener Zeit, unter ihnen Pennant, Gmelin und Herbst, behandelten diese Crustacae in gleicher Weise. Im Jahre 1794 erwähnt Grossinger dieses Tier unter dem Namen »sóféreg« (Salztierchen) aus den salzigen Seen Siebenbürgens. Er kannte das Tier nicht aus eigener Anschauung, konnte es daher nicht mit dem Linnéschen *Cancer salinus* identifizieren (Historia physica regni Hungariae T. IV. p. 402).

Auch Rackett (86), der 1812 auf eigene Beobachtungen gestützt, neue Daten zur Kenntnis dieses Tieres anführt, zeichnet ihm unrichtigerweise 10 Paar Füße. Das noch immer wenig bekannte Krebschen figuriert bei Lamark (69) unter dem Namen *Artemisus salinus*. Auf S. 135 des V. Bandes bemerkt er folgendes: »Je nomme *Artémis* un branchiopode dont on prétend que M. Leach a fait un genre sous le nom d'*Artemisia* denomination que l'on sait être consacrée à un beau genre de plante« etc. Lamark hat den von Leach proponierten Namen *Artemisia* nach der obigen Begründung in *Artemisus* umgewandelt.

Bis zu dieser Zeit war die systematische Stellung unseres Krebses ziemlich zweifelhaft. Endlich reiht ihn Latreille (70) 1817 in Cuviers Regne animal (III. Bd. S. 68) in die Gruppe der *Branchiopoda* der kiemenfüßigen Krebse mit dem Namen *Branchipus salinus* ein. Man

sollte annehmen, daß in diesem großen Werke CUVIERS die irrtümlichen 10 Fußpaare LINNÉS nicht mehr als Spuk erscheinen werden. Es ist aber dem nicht so, denn noch in der, im Jahre 1829 erschienenen, erneuerten und vervollständigten Auflage (Regne animal T. IV p. 124) ist zu lesen: »... portant dix paires des pattes ...« Aber hier erscheint er schon mit dem Namen *Artemia salina* (= *Cancer salinus* Lin.), welcher Name von LEACH (71) herrührt, der sie schon im Jahre 1819 aus gewichtigen Gründen von der *Branchipus*-Gattung als *Artemia*-Gattung (nicht *Artemisia*, siehe die obige Bemerkung LAMARKS) ausschied und in dieser neben der *Artemia salina* die *Artemia eulimene*, welch letztere aus den Salinen von Nice stammt, unterscheidet. Da er aber bei diesen Tieren, wie richtig, 11 Paar Füße gezählt hat, hat auf sie LINNÉS fehlerhafte Beschreibung nicht gepaßt. LATREILLE (70) ordnet daher diese Form in ein neues Genus *Eulimene* und reiht sie systematisch als *Eulimene albida* ein (*Eulimene blanchatre* Latr.). Hierdurch figuriert das Salinenkrebschen in der Systematik in zwei Gattungen und zwei Arten, welche infolge Festhaltens an der fehlerhaften Beschreibung noch beträchtliche Zeit hindurch sich erhalten haben. So übernimmt sie auch DEMAREST (47, 1825).

Systematische Beobachtungen und Studien über die Artemien leitet THOMPSON (105) im Jahre 1834 mit seiner Abhandlung ein. Er brachte neue Daten zur Klärung der Frage. Er bestrebt sich, als erster das Verhältnis der *Artemia*- und *Branchipus*-Arten zu einander durch Versuche zu beleuchten. Die künstlichen Züchtungen bis zur Geschlechtsreife der Artemien, aus dem Schlamme der Salinen von Lymington, waren bahnbrechend für spätere *Artemia*-Versuche.

Im Jahre 1840 erscheint eine groß angelegte Studie von JOLY (66), der in den salzigen Pfützen um Montpellier, dann in mehreren Salinen des Mittelmeeres (Martignane, Berre, Villeneuve) Artemien fand. Die Arbeit JOLYS ist von fundamentaler Bedeutung. Er bringt in ihr nicht nur systematische, sondern auch biologische Daten und Beobachtungen.

In dasselbe Jahr (1840) fällt das Erscheinen des grundlegenden Werkes von MILNE EDWARDS: »Histoire naturelle des Crustacées«. MILNE EDWARDS scheidet endgiltig den seit LINNÉ in der Beschreibung der *Artemia salina* sich fortschleppenden Fehler aus, indem er feststellt, daß die nach der ursprünglichen Beschreibung SCHLOSSERS angeführten 11 Fußpaare richtig sind und daß die in LINNÉS Gefolge Schreitenden irrtümlicherweise weniger angeben. MILNE EDWARDS (77) behält jedoch die beiden *Artemia*-Genera aus andern Motiven dennoch

bei. Es sind dies die Genera *Artemia* und *Eulimene*, zu welchen gehörend die *Artemia salina*, *Artemia Mülhausenii* und die *Eulimene albida* angeführt werden. Die *Artemia salina* ist SCHLOSSERS Art. Die *A. Mülhausenii* ist die Art, welche FISCHER (52) im Jahre 1834 unter dem Namen *Branchipus Mülhausenii* beschrieben hat, von welchem schon RATHKE (Fauna der Krym., S. 395, Pl. 6, Fig. 14 bis 21) feststellte, daß er zum Genus *Artemia* gehört. Nach MILNE EDWARDS ist dies dieselbe *Artemia*, welche AUDOUIN (18) 1836 als aus den ägyptischen Natronseen stammend beschreibt. Als weniger bekannte Art erwähnt MILNE EDWARDS die *Artemia Guildingi* nach THOMPSONS Werk. Letztgenannte *Artemia* wird als von den Antillen stammend angeführt.

MILNE EDWARDS behält noch das überflüssigerweise aufgestellte Genus *Eulimene*, nach LATREILLE, mit der Artbenennung *E. albida*, bei.

Nach Erscheinen des großen Werkes von MILNE EDWARDS und den Mitteilungen über die Beobachtungen JOLYS fängt die Aufmerksamkeit an, sich den Artemien gesteigert zuzuwenden. Nacheinander erscheinen teils selbständige Arbeiten, teils diesen Gegenstand betreffende Kapitel größerer Werke, welche sich immer enger an die Basis unseres gegenwärtigen Wissens über diesen Gegenstand anschließen.

In dieser Beziehung ist der die Artemien betreffende Teil der Abhandlung über die Krebse niederer Ordnung des BAIRD (20) wichtig (1850). Im nächsten Jahre (1851) erscheint von LEYDIG (72) eine hervorragende Studie über *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Dem folgt (1853) die den Beginn einer neuen Ära bedeutende Abhandlung GRUBES (61) mit dem Titel: »Bemerkungen über die Phyllopoden«, in welcher er auch die Systematik der *Artemia*-Arten behandelt und zu dem Resultat gelangt, daß von den bisher beschriebenen Arten nur fünf aufrecht zu halten sind, welche nach richtigen Systematisierungsprinzipien in das Genus *Branchipus* zurückzuversetzen sind, welchen daher die Benennung *Branchipus salinus*, *Br. Milhausenii*[1], *Br. Köppenianus*, *Br. arietinus* und *Br. Eulimene* zukommt.

So figuriert auch noch bei GRUBE eine Art, der *Branchipus Eulimene*, deren Erzeuger der LINNÉsche Lapsus war.

Im folgenden Jahre (1854) veröffentlichte ZENKER (116) über die Systematik der Crustaceen eine Arbeit, in welcher er die Aufmerksamkeit auf jenes Faktum lenkte, daß man männliche Individuen der Artemien an wenigen Orten ihres Vorkommens fand.

[1] *Milhausenii* ist die richtige Benennung, nicht *Mülhausenii*. Siehe DADAY, »Phyllopodes anostracées«, p. 125.

Das Vorhandensein der männlichen Tiere oder ihr Fehlen ist jedoch kein allgemein charakterisierendes biologisches Moment, denn sie können auch dort vorkommen, wo sie früher nicht gefunden worden sind. ZENKER hebt hervor, daß auch er selbst im Jahre 1851 in Greifswald gelegentlich der ersten Entwicklung einer *Artemia*-Generation unter einigen Hundert weiblichen drei männliche Tiere fand, während er im Juli desselben Jahres unter mehreren Tausend Weibchen kein einziges Männchen finden konnte.

Dann lenkte LIEVIN (74) 1856 das Interesse den Artemien zu, der schon die von AUDOUIN (18) erwähnte, in den Natronseen Ägyptens lebende *Artemia* zum Gegenstande spezieller Forschung machte. Es ist dies dasselbe Tier, welches schon BAIRD (19) mit dem Namen *Artemia Oudneyi* beschrieben hat, und welches MILNE EDWARDS mit der Art *Artemia Mülhausenii* zusammenzog. LIEVIN weist in seiner Arbeit nach, daß diese Art selbständig ist und die ursprüngliche Benennung *Branchipus Oudneyi* beizubehalten sei. Was die Benennung anlangt, war diese Auffassung LIEVINS gerechtfertigt, hat doch GRUBE 3 Jahre zuvor sämtliche Artemien dem Genus *Branchipus* eingereiht. Der *Branchipus Oudneyi* ist jenes Salzwasserkrebschen, welches die Reisenden in von Arabern bewohnten Gebieten »Fezzanwurm«, mit der einheimischen Bezeichnung auch »dud« nennen. Diese *Artemia* lebt nicht in Salzwasserseen, Salinen oder in Lagunensümpfen sich verdichtendem Seewasser, sondern in ätznatronhaltigen Seen, in welchen sie in unglaublicher Menge wimmeln. Es sei erwähnt, daß die Araber diese Tiere getrocknet mit anderen zur Nahrung dienenden Substanzen vermischt zu Kuchen backen und als Lebensmittel genießen. Wegen dieser nationalökonomischen Bedeutung und der eigentümlichen Lebensverhältnisse konnte dieses Tier mit Recht die Aufmerksamkeit auf sich lenken.

Der Genuß des »Dud« ist der Gesundheit nicht schädlich, obwohl er in einer konzentrierten Natronlösung lebt, die ihn nicht zu durchdringen scheint. Es wird wahrscheinlich ein ähnliches Verhältnis vorliegen wie bei den von mir untersuchten Artemien, deren Chlornatriumgehalt nicht nur von der Konzentration ihrer Nährflüssigkeit unabhängig ist, sondern unter allen Umständen als stabil betrachtet werden kann (z. B. in einer Nährflüssigkeit von etwa 10% NaCl gezüchteten Artemien 0,8% NaCl).

Das Vorkommen der in den Salzseen Siebenbürgens lebenden Artemien erwähnt als erster GROSSINGER im Jahre 1794 unter dem Namen »sóféreg« (Salzwurm); da er jedoch das Tier nur nach münd-

licher Mitteilung von andern kannte, konnte er nicht wissen, daß es mit dem *Cancer salinus* Linnés identisch ist. Später (1844) erwähnt es J. Hankó in seiner topographischen Beschreibung der Stadt Torda, als in den Tordaer Salzseen vorhanden (Viski 108). Im Jahre 1861 stellt Sill (102) fest, daß die dort lebende *Artemia* die *Artemia salina* Leach ist. Die um die Salzseen wohnende Bevölkerung kennt das Tier sehr gut und nennt es »sóféreg« (Salzwurm). Sill fand heraus, daß schon vor ihm im Jahre 1844 zwei in Vergessenheit geratene Beobachtungen über diese Artemien gemacht worden sind, und zwar stammten diese, einen wissenschaftlichen Wert habenden Beobachtungen von Bieltz und Kayser. Chyser (38) schloß später den Beobachtungen Sills vervollständigende und ergänzende Daten an.

Später (1869) macht der die Fauna der nordamerikanischen Seen erforschende Verril (107) auf den Fundort einer neuen *Artemia*-Art aufmerksam. Briggs (32) beschäftigt sich neuerdings mit der unter den übrigen Tieren des großen Salzsees vorkommenden, von Verril beschriebenen *Artemia fertilis*. Auch Garman (56) beschäftigt sich später (1872) mit dieser neuen *Artemia*-Art Verrils.

In demselben Jahre veröffentlicht Vogt (109) eine interessante Untersuchung über das Verhältnis der *Branchipus* zur *Artemia*. Es folgt hierauf eine neue Ära.

Es wendet sich die Aufmerksamkeit der Biologie den Artemien zu. In der Zeit zwischen 1871 und 1876 wendet Siebold (99—101) große Sorgfalt auf die Erforschung der jungfräulichen Fortpflanzung der Arthropoden, währenddessen er auch die Lebensverhältnisse und Fortpflanzungsweise der *Artemia salina* untersucht. Im Jahre 1872 macht er auf die parthenogenetische Fortpflanzungsart der *Artemia salina* aufmerksam, wodurch er die von Joly vertretene früher hermaphroditisch gedachte Fortpflanzungsart in die richtige Bahn lenkte. Siebold hob natürlich hervor, daß die parthogenetische Vermehrung, wie dies das zeitweilige Erscheinen von männlichen Tieren beweist, nur zufällig sei, denn mit dem Erscheinen derselben pflanzen sie sich mittelst befruchteter Eier fort. Diesen Forschungen Siebolds schließen sich auch jene Untersuchungen an, welche er an den aus den Salzseen Utahs stammenden, in München gezüchteten Exemplaren der *Artemia fertilis* durchführte.

Aus der bisherigen historischen Übersicht können wir entnehmen, daß bis zu dieser Zeit nur wenige sich mit der Biologie der *Artemia* beschäftigt haben, während ihre systematische Einreihung viele Fachleute in die Hand nahmen. Die Systematiker haben die Artemien,

mit der größten Inkonsequenz, einmal in das Genus *Gammarus*, sodann *Artemia* und *Eulimene* gesetzt, bald in das Genus *Branchipus* eingeteilt, um sie von dort wieder zu entfernen. Diese Unentschiedenheit beruhte gewiß darauf, daß sich die Ordner auf solche Charaktere stützten, welche bei diesen Tieren nicht an bestimmte Formen gebunden sind. Noch größer wurde in dieser Beziehung die Ratlosigkeit nach dem Erscheinen der Abhandlungen SCHMANKEWITSCHS (89—96) und der hierauf folgenden Zeit, während welcher die vergebliche Anstrengung der Systematiker immer mehr und mehr hervortritt.

SCHMANKEWITSCH will, auf die Beobachtung in den natürlichen Lebensverhältnissen und Versuchen in dem Laboratorium gestützt, die Frage der systematischen Ordnung des Genus *Artemia* lösen. In seinen Schlüssen konnte er jedoch nicht auf sicherer Grundlage bauen, da zu jener Zeit die ganze Krebsordnung der *Phyllopoda* in geringem Maße bekannt war. Es ist ohne Zweifel ein sehr großes Verdienst SCHMANKEWITSCHS, auf die Tatsache hingewiesen zu haben, daß die Formvariationen der *Artemia* vorzugsweise mit der Zusammensetzung ihrer Zuchtflüssigkeit zusammenhängen.

Von 1870—1877 veröffentlicht SCHMANKEWITSCH mehrere Arbeiten, welche den Einfluß des Salzwassers auf die Entwicklung des Körpers der *Artemia* zum Gegenstande haben. Das bedeutendste und überraschendste Ergebnis der Untersuchungen SCHMANKEWITSCHS war, daß die *Artemia salina* Milne Edwards durch Erhöhung der Konzentration des Salzwassers stufenweise in eine andre wohlcharakterisierte *Artemia*-Art übergeht, und zwar in die als *Artemia Mülhausenii* Milne-Edw. beschriebene Art. Hingegen nimmt diese stufenweise die Charaktere der *A. salina* nach Verdünnung der Lösung an. Endlich erscheinen, nach fast vollständiger Verminderung des Salzes in der Lösung (Süßwasser), solche Charaktere, welche schon dem Genus *Branchipus* zukommen.

Es ist begreiflich, daß der Übergang einer Art in eine andre, sogar in ein anderes Genus, rein auf Grund der Veränderung äußerer Faktoren, großes Aufsehen erregt hat, ein um so größeres, als infolge des damals siegreich durchgedrungenen Darwinismuses, welcher eine langsame und stufenweise Entwicklung lehrt, die Biologen den Wert dieser, sozusagen von einem Tag auf den andern vor sich gehenden schnellen Umwandlung verschieden beurteilt haben.

Als Folge der Resultate SCHMANKEWITSCHS entstand ein neuer Zweig der Literatur. Die Veröffentlichungen, Kritiken, sowie selb-

ständige Untersuchungen folgen einander. Auch populäre Werke behandeln diese, eine biologische Revolution bedeutende Frage (HARTING [63], 1877).

Im Jahre 1879 erscheint das große Werk über die Crustaceen in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs von GERSTAECKER, der auch die bisherigen Erfahrungen über das Leben und die Systematik der Gattung *Artemia* bearbeitete.

Die Aufmerksamkeit einer großen Schar von Biologen wendet sich den Branchipoden zu. FRIEDENFELS (53) 1880 verfaßt über die in den Salzseen Siebenbürgens lebenden Artemien eine in jeder Beziehung hervorragende Monographie, in welcher wir nicht nur die Systematik betreffende, sondern auch biologischen und allgemein zoologischen Wert besitzende Bearbeitung des Gegenstandes finden.

In bedeutendem Maße hat zur Verbreitung der *Artemia*-Frage das 1880 erschienene Werk SEMPERS beigetragen, in welchem er, mit einer der Wichtigkeit angemessenen Kritik, die Resultate der eine riesige Tragweite habenden Versuche und Beobachtungen SCHMANKEWITSCHS mitteilt. SEMPER sucht und findet auch den Berührungspunkt, in welchem diese einfache Beobachtungsreihe mit den größten biologischen Problemen in Zusammenhang steht.

GISSLER (57) 1881 lenkt bald die Aufmerksamkeit auf die allgemeinen physikalisch-chemischen Einwirkungen als beeinflussende Faktoren der Entwicklung der Branchipoden durch Mitteilungen in zwei amerikanischen zoologischen Zeischriften.

Darauf veröffentlicht BRIQUEL (33) im Jahre 1882 eine kleine Studie über die *Artemia salina*. In demselben Jahre beschäftigt sich CERTES (37) mit der Biologie der *Artemia salina* und stellt die Lebenszähigkeit der eingetrockneten Eier fest.

Im Jahre 1883 tritt PACKARD (82) mit der Monographie der nordamerikanischen Phyllopoden hervor, in welcher wir die *Artemia*-Gattung nach den systematischen Prinzipien seiner Zeit entsprechend eingeteilt finden, ganz wie in dem von DADAY (41) 1885 erschienenen Werke über die Crustaceafauna Siebenbürgens. Auch in diesem Jahre veröffentlicht FRIEDENFELS (54) seine neueren Beobachtungen über Artemien der Salzseen Siebenbürgens.

Das Jahr 1885 brachte einen hervorragenden Beitrag zur Kenntnis der Artemien, indem KULCZYCKI (68) für eine aus Callao (Peru) stammende *Artemia*, weil sie ein besonders wichtiges charakteristisches Zeichen in bezug auf das relative Verhältnis des Stammes zum Abdomen zeigt, das Genus *Callaonella* aufstellt und unter dem

Namen *Callaonella Jelskii* in die Familie der *Artemiidae* reiht. Dieses Krebschen ist dasselbe, welches GRUBE schon im Jahre 1874 unter dem Namen *Artemia Jelskii* erwähnte[1].

Im folgenden Jahre (1886) veröffentlichen A. BRAUER (27) und CLAUS (39) je eine Studie, in welcher sie versuchen, die Artkriterien der Genera *Artemia* und *Branchipus* und das Verhältnis beider zueinander auf Grundlage anatomischer Untersuchungen zu legen. BRAUER hat übrigens schon vom Jahre 1874 an zahlreiche Abhandlungen über Systematik und Biologie der Phyllopoden geschrieben, in welchen er seine sorgfältigen Beobachtungen veröffentlicht hat.

CLAUS betont als erster (1873—1886) in seinen Arbeiten über vergleichende Entwicklungslehre und Anatomie der Phyllopoden, gegenüber SCHMANKEWITSCH in bezug auf den Übergang der Artemien in das Genus *Branchipus*, daß jener Unterschied zwischen den Genera *Branchipus* und *Artemia*, nach welchem die Branchipuse ein neun-, die Artemien ein achtgliedriges Abdomen besitzen, kein kardinales Zeichen ist. Denn das letzte Segment ist bei keinem Genus ein wirkliches Segment, sondern ein gabeltragendes »Telson«, welches bei dem Genus *Branchipus* nach Art eines Segments gegliedert ist und das neunte Abdominalsegment bildet, hingegen ist es bei der *Artemia* mit dem achten Segmente verwachsen, weshalb auch das letzte Abdominalsegment der Artemien bedeutend länger ist als die ersteren.

Die Lehre SCHMANKEWITSCHS erhält neue Nahrung durch jene theoretischen Kombinationen FR. BRAUERS (28—29), nach welchen das Genus *Artemia* notwendigerweise aus dem Genus *Branchipus* sich entwickelt hat, und zwar in der Weise, daß die gut entwickelte »Furca« des Genus *Branchipus* in konzentriertem Salzwasser allmählich stufenweise geschwunden ist, so daß in Korrelation damit auch ihr Organismus sich änderte; wodurch als Endresultat das heutige Genus *Artemia* sich gebildet hat. Nach FR. BRAUER (1885—1886) ist diese Umwandlung damit zu erklären, daß in den gesättigten Salzlösungen die Gabeln keine Ruderbewegungen vollführen können und infolge des Nichtgebrauches sich zurückbilden, hingegen die zum Schwimmen verwendeten Füße sich mehr entwickeln.

Diesen theoretischen Kombinationen entgegen ist ENTZ (48) auf Grund eigener Beobachtungen zu einem andern Resultate gelangt. ENTZ hat im Jahre 1886 in dem »Orvos természet tudományi Értesitö« jene seiner Beobachtungen »über die in den Salzseen Siebenbürgens

---

[1] Sitzung der Nat.-hist. Sektion d. Schlesischen Ges., den 4. Nov. 1874.

lebenden Artemien« mitgeteilt, welche die Erklärung der Einwirkung der Lebensverhältnisse und der Umgebung auf die Entwicklung dieser Tiere ins richtige Geleise lenkte. In dieser Abhandlung stellt Entz auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen fest, daß die in verschieden konzentrierten Salzlösungen lebenden Formen der *Artemia salina* in zwei Typen — nennen wir sie Varietäten — zusammengezogen werden können. Mit der Benennung »*biloba*« und »*furcata*« bezeichnet er diese zwei Gruppen, welche als Grenzgruppen betrachtet werden können. Die erste bevölkert die konzentrierte, die zweite die diluierte Salzlösung. Zwischen beiden Gruppen besteht ein kontinuierlicher Übergang, davon aber kann keine Rede sein, daß mit der Diluierung der Lösung die *Artemia* zum *Branchipus* wird.

Was das Variieren des Schwanzanhanges anlangt, ist Entz zum Resultat gelangt, daß dessen Verschwinden oder verschiedengradige Entwicklung unmittelbar auf die Dichtigkeit der Flüssigkeit und den durch diese verursachten Widerstand zurückzuführen ist (vide Abonyi [5], S. 53). Es ist dies eine solche Erscheinung, welche auch bei andern *Phyllopoda*-Gattungen vorhanden sein kann, ohne daß diese *Phyllopoda* deshalb zu dem Genus *Artemia* gehört.

Dadurch, daß die *Artemia*-Frage sich in dieser Weise gestaltet hat, hat es sich als notwendig herausgestellt, daß man vorerst das Verhältnis der *Artemia*- und *Branchipus*-Genera bzw. -Familien zueinander zu beleuchten hat, wodurch dann die reiche Varietätenreihe der Artemien von selbst sich klären kann.

Man beginnt die schalenlosen Blattfüßlerkrebse aufs neue mit der Benennung *Phyllopoda anostraca* zusammenzufassen, welcher Name schon 1867 von Sars in Umlauf gesetzt wurde, indem man eingesehen hat, daß die bisherige Benennung »*Branchipus*« hierzu viel zu weit ist, wie etwa in der Volkssprache Vogel oder Käfer, weshalb auch nicht geeignet zur systematischen Bezeichnung einer Hauptgruppe. Es ist dies besonders ersichtlich geworden, als nacheinander die Arbeiten Murdochs (1884), Kulczyckis (1885), Simons (1886), Walters (1887) und v. Dadays (1888) und noch andrer, welche zum Teil ein ganzes Heer unbekannter Arten in die Reihe der bestehenden einschalten, wodurch sie immer mehr Anlaß für spätere Untersuchungen abgeben.

Sodann stellt Bateson (21) 1894 fest, daß die bis dahin als Art geltende *Artemia Milhausenii* nur eine Varietät der *Artemia salina* ist. Er stellt ferner fest, daß auch andre Varietäten der *Artemia salina* nicht an die größere oder geringere Konzentration des Salzwassers

gebunden sind, daß sie auch in derselben Konzentration des Salzwassers beisammen vorkommen können. In der Motivierung hat Bateson offenbar geirrt, denn wenn die aufeinanderfolgenden Generationen in andrer Form sich zeigen, so läßt dies nicht auf Stabilität der Varietät schließen, sondern ist darauf zurückzuführen, daß die während der Entwicklung der früheren Generation dominierenden Faktoren sich verändert haben, und daß die neue Generation unter dem Einfluß veränderter Faktoren sich entwickelt, weil die Artemien ferner genügend langlebig sind (sie leben 2—3 Monate) und während ihrer Lebensdauer vier bis fünf Generationen bis zur Fortpflanzungsfähigkeit sich entwickeln können, welche sich dann in ihrer entwickelten Gestalt kaum verändern, so können sehr verschiedene Fomen beisammen leben (Benning [22]).

Im Jahre 1895 beschreibt Grochowsky (60) eine Süßwasser-*Artemia*, welche einen der *Callaonella* Kulcyczkis-Typus hat. Er reiht sie mit dem Namen *Callaonella Dybowskii* in die Systematik ein. Grochowsky wendet die Schärfe seiner Angaben zugleich gegen Schmankewitsch, indem er sagt, daß diese *Artemia* gewiß im Süßwasser lebt und trotzdem nicht zum *Branchipus* wurde. Wir werden jedoch bald sehen, daß die Schärfe dieser Angaben nicht so schneidend ist, als es sich Grochowsky dachte.

Die neueren Daten sind zum Teil mit den Resultaten Schmankewitschs übereinstimmend, zum Teil jedoch widersprechend. Die experimentelle Beobachtung erwies sich als vollkommen richtig, hingegen entbrannte gegen die Schlüsse, die aus ihr gezogen wurden, der Kampf. Die Verschiedenheit der Körpergröße der Varietäten der *Artemia* hält Höber (65) 1899 nur von dem Unterschied der Konzentration der Körpersäfte und der des Mediums, in welchem es sich aufhält, und dem darauf beruhenden osmotischen Gleichgewicht abhängig. In seiner Erklärung betrachtet er die *Artemia* als einen Schlauch, dessen Wände wasserdurchlässig sind, während sie für die innerhalb oder außerhalb der Membran (Wand) gelöst vorhandenen Salze undurchlässig ist. Der molekulare Druckunterschied gleicht sich dann aus, wenn die innere und äußere Fläche der Membran von der gleichen Menge von Molekülen berührt werden, d. h., wenn die Konzentration der Flüssigkeit innen und außen gleich geworden ist.

Wenn die Konzentration außerhalb kleiner ist als innen, so dringt Flüssigkeit ein, das Tier schwillt an, wächst, wenn hingegen die Konzentration außerhalb größer ist, so entzieht es dem Tier Wasser, es schrumpft, wird kleiner.

Den theoretischen Deduktionen HÖBERS entgegen glauben ANIKIN (6) 1898 mittels Züchtungsversuchen, SAMTER und HEYMONS mittels statistischer Analyse das Problem lösen zu können.

Der Russe ANIKIN (6) hält (wie ADELUNG referiert) von den an der *Artemia* nach Veränderung des Salzgehaltes sich zeigenden Veränderungen der Form, daß die in dieser Weise gebildeten Formen keine Varietäten sind, sondern durch Verkümmerung entstandene Formveränderungen. Nach ihm ist die Verkümmerung um so ausgesprochener, je größer und schneller die Änderung der Konzentration des Wassers. Bei Versuchen mit allmählich gradatim verdichteten Salzlösungen beobachtete ANIKIN an den Artemien gar keine Veränderung. Infolgedessen glaubt er die nach SCHMANKEWITSCH sich zeigenden Formunterschiede auf die schnell geänderte Konzentration zurückführen zu können, und deshalb die Formveränderung als eine auf krankhafter Grundlage entstandene anzusehen. Die so entstandenen Eigenschaften vererben sich nicht auf die Nachkommen, und die unter den ursprünglichen Verhältnissen sich entwickelnden Tiere erscheinen wieder in ihrer ursprünglichen Form. ANIKIN erwähnt nebenbei, daß in derselben Salzlösung sie oft verschiedene morphologische Eigenschaften zeigen. Welche in diesem Falle die Grundform ist, welche die verkümmerte, hierüber schweigt ANIKIN.

Viel wertvoller ist der andre Teil der Untersuchungen ANIKINS, in welchem er die Umstände der Entwicklung der *Artemia*-Eier beleuchtet. Er stellt fest, daß die Eier mit der Verminderung der Konzentration der Lösung sich entwickeln. Dies bestätigen auch die im Jahre 1901 systematisch vollführten Versuche OSTRUMOFFS (81), nach welchen nicht nur bei der Entwicklung der Eier, sondern auch beim Austreten der Naupliuse, dem Unterschiede des osmotischen Druckes die Hauptrolle zufällt. BRECKNER hat 1909 die Beobachtungen und systematischen Untersuchungen ANIKINS über das Aufgehen der *Artemia*-Eier gründlich ausgearbeitet, und gibt an die daran geknüpften Auseinandersetzungen eine detaillierte Beschreibung. Diese auf osmotischer Differenz beruhende Art des Aufgehens der Eier ist ähnlich der von mir mitgeteilten, an den Eiern der im Süßwasser lebenden Euphyllopoden beobachteten, nämlich daß bei diesen die ausgetrockneten Eier nach Übergießen aufzugehen beginnen (ABONYI 2, 3, 4, 1910—1911).

ANIKIN ist es auch gelungen, in hungernden *Artemia*-Kolonien Männchen zu züchten von solchen Artemien, die sich für normal parthogenetisch fortpflanzen.

Samter und Heymons (87) untersuchten die aus den salzigen Lagunen von Molla-Kary am östlichen Ufer des Kaspisees stammenden Artemien. Nach ihnen ist die Auffassung Batesons richtig, daß es so viele Varietäten der *Artemia* gibt als Orte, an welchen sie vorkommen, so daß die *Artemia salina*-Art aus lauter lokalen Varietäten besteht.

Samter und Heymons stellen fest, daß mit zunehmender Konzentration die Körperlänge der *Artemia* stufenweise abnimmt, das Abdomen hingegen im Vergleich mit dem vorderen Teil des Körpers relativ länger wird. Die Verkürzung betrifft hauptsächlich den vorderen Teil des Körpers. Die »Furca« verkleinert sich ebenfalls und ihre Borsten vermindern sich gradatim, hingegen wachsen die Kiemen. Die Veränderung ist eine stufenweise, und Schmankewitschs fünf *Artemia salina*-Varietäten gehen in kontinuierlicher Weise ineinander über, können aber auch nebeneinander existieren. An Konzentration gebundene Varietäten gibt es daher nicht. Auch die *Artemia Milhausenii* ist keine besondere Art, sie ist nicht einmal eine Rasse, sondern eine solche örtliche oder zeitliche Form, wie im Tierreich mehrere bekannt sind. Deren Wert ist ein ähnlicher, wie ihn v. Daday (45) 1888 bei dem stark variierenden *Branchipus ferox* beschrieben hat.

Samter und Heymons haben gelegentlich der Durchsuchung ihres immensen Materials nur ein Männchen gefunden, dessen Erscheinen sie nicht auf besondere Ursache zurückführen.

Samter und Heymons sagen, indem sie sich der Meinung mehrerer obengenannter Biologen anschließen: »Ebensowenig wie gegenwärtig in der freien Natur noch eine *Artemia* zu einem *Branchipus* oder umgekehrt werden kann, so wird es sicherlich auch niemals gelingen, auf künstlichem Wege in den Aquarien die eine Tierform in die andre zu überführen.«

Bald schließt sich Steuer (103) in seiner zusammenfassenden Abhandlung der Ansicht Samters und Heymons' an und erklärt, daß die Auffassung Schmankewitschs hinfällig ist, ist aber doch der Meinung, daß bis jetzt die Frage noch bei weitem nicht geklärt ist, weil weder deren systematische Grundlage, noch ihre Untersuchung und Statistik endgiltig festgestellte Resultate erkennen lassen. Eine planmäßige Klärung ist noch immer Frage längerer Zeit.

In Wirklichkeit hat es sich auch so herausgestellt. Andre Forscher betrachten Schmankewitschs Resultate aus andren Gesichtspunkten. Ohne Zweifel sind seine Versuche exakt, seine Beobach-

tungen richtig, es kann somit nur jener Faktor einen Fehler in sich bergen, welcher im gegebenen Falle als Art bzw. Arten auftritt.

Seit 1900 kommt neuerdings das Interesse an Artemien in Schwung. Gleichzeitig mit dem großen Werke SAMTERS und HEYMONS' (1902) erscheint eine Arbeit von PETRUNKIEWITSCH (85), welche die parthogenetische Reifung des Eies der *Artemia salina* beleuchtet. Er ergänzt mit seinen Untersuchungen A. BAUERS (27) Beobachtungen über die parthogenetische Reifung des Eies benannten Tieres.

ZOGRAF (118) beschäftigt sich 1905 mit den anatomischen Charakteren des Nauplius der *Artemia.* Im folgenden Jahre (1906) bespricht NOVIKOFF (80) die aus dem Naupliuszustand vererbten Frontalorgane der *Artemia salina.* KELLOG (67) beschreibt eine neue *Artemia*-Art (*Artemia franciscana*) und deren Existenzverhältnisse.

ZOGRAFS (117) *Phyllopoda*-Studie sowie BOUVIERS (26) Abhandlung über die, eine Umwandlung hervorbringende Einwirkung der Umgebung sind 1907 erschienen.

1909 macht BORCEA (24) über die in der Umgebung Jassys gefundenen Artemien biologische und experimentelle Beobachtungen. Größer angelegt und bedeutender ist die in demselben Jahre erschienene Arbeit BRECKNERS, in welcher er die Gesetzmäßigkeit der Eientwicklung der *Artemia* und die Zusammensetzung der zu ihrer Entwicklung notwendigen Salzlösungen, bzw. den Einfluß der in ihnen enthaltenen Ionen feststellt. FRIES (55) untersuchte die im Verlaufe der Eireifung sich entwickelnden Chromosomen.

Im Jahre 1909 wurde von KEILHACK der LEACHsche *Artemisia* Name benutzt — cum jure prioratus.

STEUER (104), 1910, beschreibt die Phototaxis der *Artemia*, welche sich ganz in der Weise offenbart, wie ich es in demselben Jahre bei den *Apus* und *Branchipus* experimentell nachgewiesen habe [siehe ABONYI (1)].

Im Jahre 1910 ist v. DADAYS (43) Arbeit »Monographie systematique des Phyllopodes anostracées« erschienen, in welcher er die bisher beschriebenen *Artemia*-Arten auf Grund strenger Kritik und großen Materials zur Vergleichung in die Arten *Artemia salina* L. und *Artemia Jelskii* Grub. zusammenfaßt. Im Rahmen der Art *Artemia salina* unterscheidet er jedoch die Varietäten »*principalis*«, »*arietina*«, »*Milhausenii*« und »*Köppeniana*«. Besonders wichtig ist jene systematische Tat v. DADAYS, mittels welcher er die Familie der *Artemiidae* aufhebt und deren Formen auf Grund der Greifantennen ihrer Männchen in die Familie der *Branchinectidae* einreiht.

In neuerer Zeit hat BUJOR (34), 1911, an den Artemien biologische Beobachtungen, zum Teil auch Versuche, gemacht. ARTOM (7—17) berichtet 1905—1912 über zahlreiche biologische, auf Variation Bezug habende Beobachtungen. Anfangs (1905) dienten ihm die in den Salinen Cagliaris lebenden Artemien, unter welchen die männlichen und weiblichen in gleicher Weise vertreten waren, als Untersuchungsobjekte. Später, 1905—1906, untersuchte er die von der Konzentration des Salzwassers abhängigen Unterarten und stellt das fest, was auch schon SCHMANKEWITSCH beobachtet hat, er hat auch mit neuen Daten zur Klärung der Frage beigetragen. In der späteren Reihe (1906) seiner Untersuchungen vergleicht er die »*Artemia parthenogenetica*« aus Capodistria mit der »*Artemia sessuata*« aus Cagliari; in einer andern Arbeit teilt er sie nach dem Stand an Chromatin und der Zahl der Chromatosomen in »*univalens*« und »*bivalens*« *Artemia*-Varietäten. Diese Einteilung bestrebt er sich 1912 weiter auszubauen und trachtet, die Systematik der Gattung *Artemia* auf cellulare Basis zu stellen. ARTOM hat damit auf Sand gebaut, dies kann ich schon hier erwähnen, denn ich habe aus meinem, aus Portorose (bei Pirano, in der Nachbarschaft Capodistrias) stammenden Züchtungsmateriale zwei Männchen gezüchtet, obwohl nach ARTOM diese *Artemia*-Varietät kein Männchen hat und auch keins haben kann.

Ich erwähne noch BEHNINGS Beobachtung (22), 1912, in welcher er über die im Gouvernement Astrachan Rußlands vorkommende *Artemia salina* »*principalis*«, deren Formen, Fundorte und Lebensverhältnisse, genaue und wertvolle Mitteilungen veröffentlicht.

Zurückblickend auf die die Gattung *Artemia* betreffende historische Entwicklung, können wir uns eine Vorstellung davon machen, daß ihre biologische und systematische Stellung noch weit davon ist, definitiv festgestellt zu sein.

Ich habe es für notwendig erachtet, Obiges anzuführen, damit ich, die Details hervorhebend und ihnen meine eigenen Untersuchungen hinzufügend, über diesen Gegenstand eine umfassende und einheitliche Bearbeitung geben könne.

III. Von den bisher beschriebenen Artemia-Arten.

Die Modifikationen, welche innerhalb des Rahmens der Gattung *Artemia*, was ihre Systematik anlangt, nach und nach vor sich gegangen sind, können wir nur in der Weise gehörig erklären, wenn wir in Rechnung ziehen, welche Formen es sind, deren Kenntnis und deren Anhäufung als »Arten« nach und nach die Klarstellung der Frage not-

wendig erscheinen ließ. Bis zum Jahre 1910 war die Zahl der Arten ungemein groß, in welcher die Synonyme und neuen Arten in bunter Reihe abwechselten. *Cancer salinus* Linné 1758; *Gammarus salinus* Fabricius 1755; *Branchipus salinus* Latreille 1817; *Eulimene albida* Latreille 1817; *Artemia Eulimene* Leach 1819; *Artemia salina* Leach 1819; *Artemisus*[1] *salinus* Lamark 1814; *Branchipus Milhausenii* Milne Edwards 1840; *Artemia Guildingii* Thompson 1834; *Artemia arietina* Fischer 1851; *Artemia Köppeniana* Fischer 1851; *Branchipus salinus* Grube 1853; *Branchipus Köppenianus* Grube 1853; *Br. arietinus* Grube 1853; *Artemia proxima* King-Brady 1886; *Branchipus Oudneyi* Levin 1856; *Artemia gracilis* Verril 1869; *Artemia monica* Verrill 1869; *Artemia Utahensis* Lockington 1883; *Artemia intermedia* Schmankewitsch 1872; *Artemia franciscana* Kellog 1906; *Artemia urniana* Günther 1898; *Artemia australis* Sayce 1902; *A. Westralensis* Sayce 1902; *Artemia asiatica* Walter 1887; *Callaonella Jelskii* Kulz 1885; *Callaonella Dybowskii* Groch 1895; *Artemia Jelskii* Grub und ein ganzes Heer von Varietäten.

Wenn wir auch von den obsoleten Artbenennungen der hier angeführten Arten absehen, so bleiben doch 20 auf den ersten Blick, vom Standpunkt der Systematik einwandsfrei charakteristische Arten übrig. Wenn wir noch bedenken, daß sie sich auf fünf Weltteile verteilen, so können wir ihre Zahl, im Vergleich zu andern systematischen Gruppen, für nicht zu groß halten. Denn wenn auch ihre morphologischen Zeichen ähnlich sind, so sichert ihnen die Jahrhunderttausende dauernde Isolierung des Terrains, wo sie vorkommen, die Selbständigkeit der Entwicklung. Doch ist hier zu bemerken, daß, von je verschiedeneren Orten sie stammen und gesammelt werden, um so häufiger werden solche Formen gefunden, welche trotz ihrer räumlichen Abgeschiedenheit voneinander, ihrer Charaktere halber, als zusammengehörend erklärt werden müssen.

Man kann auf ihr Variieren hinweisen, welches sich im größten Teil ihrer verschiedenen Fundorte gleichartig offenbart. Die Aufrechterhaltung der großen Zahl der Arten hat sich jedoch nach und nach als unmöglich herausgestellt. In v. DADAYS (43) 1910 erschienener Systematik finden wir bereits die Artemien nur in einer Gat-

[1] Über den Namen Genus *Artemisia*, den LEACH zuerst empfahl und welchen einzelne Systematiker (KEILHAK) neuerer Zeit wieder anwenden, hat schon LAMARK (69) nachgewiesen, daß er ein »nomen praeoccupatum« (für die Pflanze Genus *Artemisia*) ist, daher in der Systematik des Tierreiches keine Existenzberechtigung hat.

tung und zwei Untergattungen mit zwei Arten angeführt. Innerhalb einer Art hält er vier ältere Artbenennungen als Varietäten aufrecht. Somit bleiben im ganzen fünf Formen übrig.

Übrigens sind vielleicht auch die zwei Untergattungen, folglich auch die zwei Arten zu viel. Die Varietäten können, wie wir sehen werden, beliebig aufgefaßt werden, etwa als Rechtfertigung dessen, daß die früheren Beschreiber der Arten auf solche Zeichen sich stützten, deren Labilität ihnen unbekannt war.

Schon SCHMANKEWITSCHS Versuche haben die Festigkeit der *Artemia*-Arten wankend gemacht; es stellte sich gerade das Entgegengesetzte von dem heraus, was die übertriebenen Darwinisten von der Klärung der Frage erwarteten. Es stellte sich heraus, daß die Arten eher »Kunstarten« waren, welche nicht die Kritik einer normalen Art bestehen. Dies gibt uns zu bedenken, ob nicht auch andre, mittels solcher Artzeichen charakterisierte Arten das Resultat eines ähnlichen Systemspieles sind.

IV. Das System-Verhältnis der früheren Branchipus- und Artemia-Familien.

Die Untersuchungen über Systematik in neuerer Zeit haben immer mehr und mehr zur Überzeugung geführt, daß die Systematik der Artemien bei weitem nicht so stabil ist, als sie im allgemeinen bei andern Tiergruppen beobachtet werden kann. Der systematische Teil der Frage kann nur so weit als geklärt betrachtet werden, als die Systematisierung durch Experimente und beobachtete Fakta bestätigt wird.

In der Geschichte der Gattung *Artemia* hat der bei LINNÉS Beschreibung später angewendete klassifizierende Wert eine entscheidende Rolle gespielt. So wie die Umformung der Namen der verwandten *Cancer stagnalis* mit dem der Gattung *Branchipus* geschah und hieraus der Name der *Branchipodidae* geformt wurde, ebenso ist aus dem *Cancer salinus* nach verschiedenen Schwankungen allmählich die Familie der *Artemiidae* entstanden. Wir finden im Laufe der historischen Entwicklung eine Tendenz der Vereinigung, als unser Tier in die Familie und Gattung *Branchipus* eingereiht wurde, bald aus ihr entfernt, selbständig geworden ist.

Daß die Frage für sich allein nicht zu lösen war, wird uns klar, wenn wir die hierauf bezüglichen Kapitel SIMONS 1886 und später v. DADAYS Monographie der Phyllopoden studieren. Sie war eben nicht zu lösen, weil die Frage der *Artemia*-Gattung zugleich die Frage

der Systematik sämtlicher schalenloser, blattfüßiger Krebse ist, und aus ihrem Zusammenhang gerissen, auf keine richtige Basis gestellt werden konnte. Dem mit sämtlichen *Branchipus*-Formen sich Beschäftigenden wird vor allem klar, daß die über Linnés zwei Arten gestellten zwei Kategorien nicht gleichwertig sind. Die auf den *Cancer stagnalis*, dann auf die Gattung *Branchipus* gebaute Gruppe der »*Phyllopoda anostraca*«(Sars 1867) wuchs zur Unterordnung heran mit fünf Familien und in zahlreiche Gattungen gehörenden Arten. Doch vereinigt sich die Gruppe des anfangs gleichwertigen *Cancer salinus*, nach gehöriger Bewertung ihrer anatomischen Zeichen, als einzige Art mit derselben Unterordnung. Innerhalb des Rahmens der Unterordnung gelangen sie auch in eine Familie mit den wirklichen, im alten Sinne verstandenen Branchipusen, von welchen sie, wegen Unkenntnis der anatomischen Zeichen und unrichtiger Deutung derselben, geschieden waren.

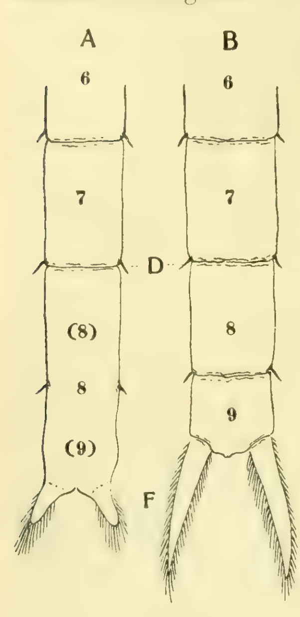
Die Untersuchungen Schmankewitschs sind außer ihrer Wichtigkeit und ihrem Interesse, hauptsächlich wegen der Anomalie der Systematik, in bezug auf ihre Bedeutung so sehr gewachsen, weil man die *Branchipus*- und *Artemia*-Gattungen zu jener Zeit als voneinander sehr entfernt betrachtet hat. Es ist wohl auffallend, wenn aus einem zu einer Art gehörigen Tiere ein zu einer andern Art gehöriges Tier — nach Änderung der Umgebung — wird. Wäre es nicht überraschend, wenn infolge einer besonderen Einwirkung aus einem Fuchs ein Wolf oder gar ein in eine andre Familie gehöriges Tier, z. B. ein Panther, sich bilden würde, welcher den Gang seiner Veränderung wieder zurückmachen könnte? Und doch wäre in obigen Fällen von einem Übergang so großer Entfernungen in der Systematik die Rede gewesen. Die Veränderungen bestehen wohl, daß sie aber anders bewertet werden müssen, steht außer Zweifel.

Betrachten wir nun jene Zeichen, welche Schmankewitsch bei Bearbeitung der Resultate seiner Untersuchungen als positive angenommen hat.

Der Hauptunterschied zwischen der alten Gattung *Branchipus* und der Gattung *Artemia* ist nach ihm:

1. Bei den Artemien folgt nach einem mit 11 Fußpaaren versehenen Stamm ein aus acht Segmenten bestehendes Abdomen, von welchen das letzte Segment fast zweimal so lang ist als das vorhergehende. Die Branchipuse hingegen haben ein aus neun Segmenten bestehendes Abdomen; 2. die Branchipuse pflanzen sich nur durch befruchtete Eier fort, die Artemien auch parthenogenetisch.

SCHMANKEWITSCH bemerkt, daß der morphologische Unterschied von größerer Wichtigkeit sein muß, denn dieser unterliegt einer Veränderung durch Einwirkung des umgebenden Mediums, wenn die *Artemia* die Charaktere des *Branchipus* annimmt, eventuell umgekehrt. Ferner hebt er hervor, daß die letzten zwei Segmente des Abdomens des *Branchipus* mit dem sehr langen Abdomensegment der *Artemia* homolog sind. Gelegentlich seiner Versuche (92, S. 107) nahm er wahr, daß nach Diluierung der Lösung, im Laufe mehrerer aufeinanderfolgender Generationen, das sehr lange Segment sich einschnürt, sich bald in zwei Segmente scheidet und in diesem Falle die *Artemia* ebenso viel (neun) Abdomensegmente besitzt als der *Branchipus*. Er hebt ferner hervor, daß in der Jugend des *Branchipus* die Zahl der Abdomensegmente ebenfalls nur acht ist, ebenso wie bei den in starker Salzlösung lebenden Artemien. Aber auch ohne künstliche Züchtung kann man sich von der Gleichwertigkeit des achten Abdomensegmentes der *Artemia* mit dem achten und neunten des *Branchipus* überzeugen. Sowohl bei der *Artemia* als beim *Branchipus* steht nämlich an der rechten und linken Seite eines jeden Segmentes wenigstens je eine Fühlborste aus der Cuticula hervor. Je eine Fühlborste befindet sich auch in der Mitte des sehr langen letzten (achten) Abdomensegmentes der Artemien als Zeichen dessen, daß die Verwachsungsgrenze sich hier befindet (Fig. 1). Diese Acht-, bzw. Neungliedrigkeit der Abdomensegmente ist das Hauptzeichen des Unterschiedes zwischen den *Artemia*- und *Branchipus*-Formen.



Textfig. 1.

Schematische Darstellung des Abdomenendes der »*Artemia*« (*A*) und eines »*Branchipus*« (*B*) nach SCHMANKEWITSCHs modifizierter Zeichnung. *D*, Segmentdornen; *F*, Fulcra. Die eingeschriebenen Zahlen zeigen die entsprechenden Segmente. Die Zahlen zwischen den Klammern bezeichnen die zwei letzten, voneinander nicht separierten Segmente der Artemien.

Auch andere Zeichen waren vorhanden. Schon LINNÉ hat nämlich seinen *Cancer salinus*, welcher dann zur Familie der *Artemiideae* herangewachsen ist, so charakterisiert, daß sein Abdomen gleich lang ist wie sein Stamm, daß hingegen bei dem *Cancer stagnalis*, aus welcher die Familie der *Branchipodidae* wurde, die Länge des Abdomens die des Stammes nicht erreicht (»cauda terretiuscula articulata longi-

tudine fere corporis«). Bei den späteren Klassifikationen sind auch nachfolgende, LINNÉS Unterscheidungsmerkmale enthaltende Zeilen als wichtige Zeichen angesehen worden. Beim *Branchipus* »cauda cilindrica bifida« und »pinna horizontali bifida acuta«, hingegen bei der *Artemia* »cauda filiformi subulata exerta longitudine corporis«. Es handelt sich darum, daß die relative Länge des Stammes zum Abdomen, dann der Ruderpinne Gabel- oder Stachelform als Unterscheidungszeichen zu gelten hatten.

Die relative Länge des Abdomens gilt noch heutzutage als Artzeichen, auf Grund dessen in der Gattung *Artemia* zwei Arten unterschieden werden und auf welcher Basis KULCZYCKI (68) die Gattung *Callaonella* aufgestellt hat.

Von den Untersuchungen, welche über die anatomische Übereinstimmung der *Artemia*- und *Branchipus*-Gattungen gemacht worden sind, sind die Resultate von CLAUS (39) am wertvollsten. Nach ihm ist das achtgliedrige Abdomen der Artemien homolog dem neungliedrigen der Branchipuse. Er stellt mit seinen detaillierten embryologischen Untersuchungen fest, daß das neunte Glied der Branchipuse eigentlich sekundär ist, da das letzte Glied sämtlicher *Branchipus*-Formen als »präfulcraler Teil« sich entweder abschnürt, und dadurch scheinbar das Abdomen aus neun Gliedern besteht, oder mit dem eigentlichen Glied (d. h. dem achten) verwächst und dadurch das letzte Glied verhältnismäßig lang wird.

CLAUS hat diese seine Auffassung auf die bei der Entwicklung von Larven wahrgenommenen Erscheinungen gegründet. Wenn wir den Gegenstand selbst nachuntersuchen, so finden wir CLAUS' Resultate richtig, doch nicht seine Auffassung. Denn ob der »präfulcrale Teil« vom vorherigen Glied sich abschnürt oder nicht, ist kein so leicht zu entscheidendes, morphologisch sonderndes Kriterium.

Sowohl bei den Artemien als bei den Branchipusen, sowie bei sämtlichen, mittels Nauplius sich entwickelnden Krebsformen erscheinen gelegentlich der Entwicklung der Larven stufenweise die Gliederungen, und zwar ausnahmslos von vorne beginnend nach hinten. Die vorderen Glieder sind schon vollkommen entwickelt, wenn die Segmente des Abdomens sich noch nicht abgeschnürt haben. Das Erscheinen der Segmente in der Reihe von vorne nach hinten läßt — wie bei allen aus Gliedern bestehenden Tieren — darauf schließen, daß das letzte Glied einen zusammengezogenen Wert hat, jedenfalls ein solches Glied ist, welches den vorhergehenden nicht gleichwertig ist. Wenn wir die Zahl der Glieder der Phyllopoden in Betracht ziehen,

so nehmen wir sehr weite Grenzen wahr. Die *Branchipus*-Formen gesondert berücksichtigend, werden die Polyartemien durch 17—19, die genau genommenen Branchipuse durch elf Fußpaare charakterisiert, welchem entsprechend auch die Zahl der Glieder verschieden ist[1]. Aus dem Angeführten folgt, daß die wirklichen Branchipuse, mit ihnen auch die Artemien, von solchen Ahnen abstammen, welche mehrgliedrig waren als sie es durch Reduktion der Zahl der Glieder sind. Daß die genau genommenen *Branchipus*-Formen in der Tat von mehrgliedrigen Ahnen abstammen, dies hat v. Daday (43), eine große Menge anatomischer Charaktere in Betracht ziehend, detailliert entwickelt.

Wenn der Entwicklung des Stammes in Wirklichkeit die individuelle Entwicklung nachfolgt — wir haben keinen Grund das Entgegengesetzte anzunehmen —, so können wir mit Bestimmtheit feststellen, welches, bei der Abgliederung des letzten Segmentes der Artemien und andern Branchipusen, der primäre, und welches der sekundäre Zustand ist, bzw. welcher Zustand von beiden der ältere ist. Das Erscheinen der Glieder nacheinander zeigt, daß deren Nichttrennung, bzw. Nichtabschnürung die ältere, daher zurückgebliebenere Form darstellt. Eben deshalb ist die Annahme Claus', daß die *Artemia* deshalb achtgliedrig ist, weil das achte Glied mit dem »präfulcralen« Teile verwachsen, hingegen bei den Branchipusen nicht verwachen ist, verfehlt. Wenn wir das Obenerwähnte überlegen, wäre der der Sache entsprechende Ausdruck etwa, daß bei den Artemien nach Ausgestaltung des achten Gliedes das neunte Glied sich nicht abschnürt, hingegen dies bei den Branchipusen der Fall ist. Oder daß die *Artemia* in dieser Beziehung im Vergleiche zum *Branchipus* die Eigenschaft des Larvenzustandes bekundet (Brauer 28). Es wird dies auch anderweitig bestätigt.

Claus' »Präfulcrum« kann nur dort vorhanden sein, wo auch ein Fulcrum vorhanden ist. Nun haben aber gewisse *Artemia*-Varietäten und andre Artemien in ihrem jungen Larvenzustand überhaupt kein Fulcrum. Mit andren Worten: der Körperteil, aus welchem das Fulcrum durch Entwicklung des Endes desselben heraus zu wachsen hätte, ist noch vor Erscheinen des Fulcrums in seiner Entwicklung stehen geblieben (*Artemia Köppeniana*). Bei andern *Artemia*-Formen zeigt sich je eine Borste (*A. Milhausenii*), deren Basis zu einem fingerförmigen Fortsatz sich hervorstülpt und auf dessen Seiten neue Bor-

[1] Die Zahl der Kopfglieder ist 6; des Stammes 11, 17, 19; des Abdomens 8 oder 9; daher die Zahl sämtlicher Glieder: 25, 26, bzw. 31, 33.

sten wachsen (*A. arietina*), endlich solche, bei welchen das wachsende Fulcrum seine vollständige Form erreicht, auch gelenkig werden kann (*A. principalis, A. Jelskii*).

Die Differentiation schreitet nach gewissen Entwicklungsstadien — der Abnahme der Salzkonzentration entsprechend — fort, auf welchen Vorgang und dessen bewertende und detaillierte Erklärung wir zurückkommen werden.

Solange man die auf dieser Entwicklungsstufe stehen gebliebenen Unterscheidungszeichen der *Artemia*-Arten als vollwertige morphologische Zeichen betrachtete und diese zur Differenzierung den Branchipusen gegenüberstellte, war die Motivierung, mit welcher Schmankewitsch seine Experimente und Beobachtungen kommentiert hat, gerechtfertigt. Dies ändert sich jedoch, wenn wir schon wissen, daß die *Artemia Artemia* ist, ob sie in bis an die Grenze der Kristallisation konzentrierter Salzlösung oder in Süßwasser lebt. Die der Konzentration entsprechenden Formveränderungen, welche nach Schmankewitsch Brauer, Entz, Samter und Heymons und noch andre beobachtet haben, sind wohl in Wirklichkeit vorhanden, es besitzt jedoch ihr Wert in einer andren Beziehung Wichtigkeit, als dies Schmankewitsch erklärte. Dies besitzt nämlich eine große Bedeutung, um die Gesetzmäßigkeit der Artbildung im allgemeinen kennen zu lernen.

V. Die der Konzentration des Salzwassers zuzuschreibenden Form-Modifikationen an den Artemien und anderen Branchipusen.

Wir konnten uns schon im Vorausgegangenen davon die Überzeugung verschaffen, daß die Artemien nach Maßgabe der Konzentration ihres Zuchtsalzwassers gewisse Veränderungen erleiden, welche Veränderungen die mit ihnen sich beschäftigenden Fachleute, von verschiedenen Gesichtspunkten auffassend, verschieden deuten. So halten Grube (61) und die ihm folgenden die Artemien, an welchen infolge der Salzkonzentration Veränderungen eingetreten sind, auf Grund dieser für verschiedene Arten, oder wenigstens für Varietäten. Hingegen halten sie Entz, Samter und Heymons, Artom und mit ihnen mehrere nur für eine Reihe von Formen, welche der Verschiedenheit der Salzkonzentration entsprechen.

Damit wir beurteilen können, wie eigentlich diese Sache steht, müssen wir jene Zeichen feststellen, welche durch die Konzentration des Salzes verändernd beeinflußt werden und die als solche früher als artunterscheidende Zeichen galten.

Entsprechend der Salzkonzentration des Wassers erleiden eine Veränderung:

1. die Größe des Wuchses,
2. die relative Länge des Stammes und Abdomens zueinander,
3. das gegenseitige Verhältnis der Segmente des Abdomens,
4. die Gestalt der Füße und der an denselben befindlichen Kiemen,
5. die Gabelanhängsel, und endlich
6. die Art und Weise der Fortpflanzung.

Was den ersten Punkt anlangt, ist es eine alte Erfahrung, daß die Artemien in sehr konzentrierten Lösungen einen um vieles kleineren Wuchs haben als in Lösungen mittlerer oder geringer Dichte. Hingegen verkürzt sich der Körper wieder, wenn die Lösung zu Süßwasser wird. Die Länge der geschlechtsreifen Artemien schwankt, ohne Rücksicht auf ihre Form, zwischen 5,5—18 mm.

Der Stamm und das Abdomen reagieren auf die Änderung der Konzentration der Salzlösung nicht in gleicher Weise. Auf Zunahme der Dichte der Salzlösung verkleinert sich der Stamm, das Abdomen hingegen wird länger und dünner, die Zunahme ist anfangs allgemein, später nur relativ. Der Stamm kann länger, gleich oder kürzer sein als das Abdomen.

Mit dem Längerwerden des Abdomens steht auch die Veränderung des relativen Längen- und Breitenverhältnisses der einzelnen Glieder zueinander im Zusammenhang.

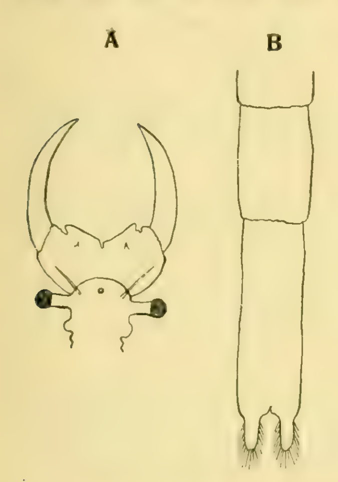
Die Lösung hat, je nach dem Inhalte an Salz, ein verschiedenes spezifisches Gewicht, auch ihre Viscosität ändert sich. Um sich in ihr zu bewegen, gestalten sich die Füße entsprechend. In weniger dichten Lösungen können sie sich schneller bewegen als in den einen größeren Widerstand leistenden konzentrierteren Lösungen. Mit der Dichte der Lösung ändert sich auch die Möglichkeit, das Oxygen der in ihr absorbierten Luft auszunutzen, dem entsprechend accommodieren sich die Kiemen.

Bemerkenswert ist das Verhalten des als Steuer-, zum Teil auch als Ruderorgan dienenden Gabelanhängsels, je nach der Dichte der Lösung. In Lösungen geringer Dichte ist dieser Körperteil gut entwickelt, in dichteren verkümmert er, in gesättigten Lösungen kann er vollständig schwinden.

In der Weise der Fortpflanzung zeigt sich folgender Unterschied. Die in geringer dichter Lösung Lebenden gebären lebende Jungen, die in konzentrierten Lösungen Lebenden legen Eier, welche bei Abnahme der Dichtigkeit der Lösung durch natürlichen Wasserzufluß,

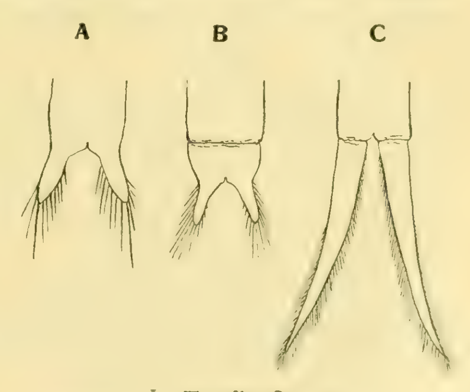
Regen oder Grundwasser sich entwickeln. Unter den in wenig dichter Lösung Lebenden sind die männlichen Tiere häufig, in den Lösungen mittlerer Dichtigkeit selten. Bei den in gesättigter Lösung Lebenden sind bisher keine Männchen gefunden worden.

Um beurteilen zu können, welcher Wert diesen Veränderungen innewohnt, ist es notwendig, auch andere Salzwasserbranchipuse, von gleichem Gesichtspunkte ausgehend, zu untersuchen. Es gibt zwar wenige solcher Branchipuse, doch liefern sie einen genügend starken Beweis dafür, daß die Zunahme der Konzentration der Salzlösung auch bei diesen zum Teil dieselben Formveränderungen auslöst, wie bei den Artemien. In dieser Weise z. B. stimmt die zur Familie der *Branchipodidae* gehörige *Parartemia Zietziana* Sayce



Textfig. 2.

Parartemia Zitziana Sayce. *A*. der Kopf des Männchens; *B*, die letzten Segmente des Abdomens mit nicht abgeschnürtem Gabelanhängsel. Zeichnungen v. SAYCE nach v. DADAY.



Textfig. 3.

Gabelanhängsel. *A*, der *Artemia salina* L. var. *arietina* (Fisch.); *B*, der *Branchinectella salina* Daday; *C*, der *Branchinecta ferox* M. Edw. nach v. DADAY (43).

(Fig. 2), welche in salzigen und brackigen Tümpeln lebt (in Südaustralien, in der Gegend des Alexandrasees), mit nachstehend angeführten Zeichen mit den Artemien überein: Der Stamm (zwei Drittel in Länge des Abdomens) ist bedeutend kürzer als das Abdomen, ferner ist das Abdomen ebenfalls achtgliedrig, dessen letztes Glied aus zwei Segmenten zusammengewachsen ist. Mit diesem letzten langen Gliede sind die Gabelfortsätze wie bei manchen Artemien unbeweglich verwachsen (Fig. 2 *b*). Daß sie übrigens mit den Artemien nichts gemein haben, verrät der Kopf (Fig.2 *a*) des Männchens (vgl. m. Fig. 5).

Eine andre interessante Salzwasser-*Branchipus*-Form ist die *Branchinectella salina* Dad., welche in den salzigen Wässern Nord-

afrikas lebt. Mit dieser Art mag jene identisch sein, welche SCHMANKEWITSCH (89—92) als in den Salzwassern um Odessa lebend unter dem Namen *Branchipus medius* anführt. Diese Art hielt SCHMANKEWITSCH für eine Übergangsform der *Branchinecta ferox* M. Edw. (dazumal war sie noch unter dem Namen *Branchipus ferox* bezeichnet) in die Gattung der *Artemia* (92, p. 106). Nach SCHMANKEWITSCH lebt in derselben Limane in wenig dichter Lösung »*Branchipus spinosus*«, bei Verdichtung löst sie »*Br. ferox*«, bei noch größerer Verdichtung der *Br. medius* ab, mit welcher zusammen die »*Artemia salina*« erscheint (Fig. 3 *a*, *b*, *c*).

Nach den Beobachtungen SCHMANKEWITSCHS zeigt sich beim »*Branchipus ferox*«, je nachdem er in halbsalzigem (brackigem) oder salzigem Wasser lebt, eine so große Verschiedenheit der Form, daß man sie füglich als Artunterscheidungszeichen ansehen könnte. Die in 5° Beaumé lebende Form macht auf den Systematiker schon den Eindruck einer andren Art, auch in der Größe ist der Unterschied ein sehr bedeutender. Die in Salzwasser lebenden sind 17—22 mm lang, die im Süßwasser lebenden hingegen 29—34 mm. Nach Angabe von ENTZ jun. können dieselben bis 70 mm lang werden (50).

Solche Unterschiede sind beim »*Branchipus spinosus*« schon bei 3—4° Beaumé zu beobachten.

Auch bei *Chirocephalus stagnalis* Daday ist eine Veränderung wahrzunehmen, wenn er in einer zur Hälfte salzigen (brackigen) Lösung lebt, es entsteht dann aus ihm der deutlich charakterisierte *Ch. stagnalis* var. *salinus* Daday (44).

Die meisten *Branchipus*-Formen vertragen übrigens auch das wenig gesalzene Wasser nicht. Hiervon habe ich mich mittels Versuches überzeugt. So vertragen der *Branchipus stagnalis* L. und der *Streptocephalus tornicornis* Waga nicht einmal eine 1%ige Kochsalzlösung, um so überraschender ist es, daß die vorher angeführten, insbesondere die zur Familie der *Branchinectidae* gehörenden Tiere, die solche Lösung sehr gut vertragen, in ihr sogar Formmodifikationen eingehen. Auch die *Artemia* gehört, wie dies v. DADAY nachgewiesen hat (43), zu dieser Familie, deren viele Formen in mehr oder minder dichten Kochsalz- und Sodalösungen leben; die *Artemia*-Gattung ist jene Gruppe der Familie, welche in ihrer Fähigkeit zur Accommodation den größten Spielraum bietet. Aus der höchstwahrscheinlich ursprünglich im Süßwasser lebenden *Branchinecta*-Form ist jetzt schon ein typischer Salzwasserbewohner geworden, der aber bei gegebener Gelegenheit in einer zum Süßwasser verdünnten Lösung zu leben, bzw.

den in diesem vorhandenen Faktoren aufs neue sich zu accommodieren fähig ist.

Da entsprechend der Konzentration des Salzwassers nicht nur die Artemien, sondern auch andre Branchipuse variieren, die einzelnen Formenkreise jedoch ineinander nicht übergehen, bleiben sie in biologischer und morphologischer Beziehung isolierte Gruppen. Die an ihnen sich zeigenden gleichartigen Modifikationen und konvergenten Erscheinungen sind in allen Fällen auf die Einwirkung äußerer Faktoren zurückzuführen. Indessen sind die Hauptzeichen des Organismus stabil, d. h. die *Artemia salina* bleibt auch im Süßwasser *Artemia*, und der *Branchipus ferox* wird auch im Salzwasser nicht zur *Artemia*. Die an ihnen sich darbietenden gleichartigen Veränderungen liefern jedoch wertvolle Daten zur Kenntnis des Kampfes der Organismen um das Gleichgewicht im Medium, im allgemeinen aber zur Kenntnis der Faktoren der Artbildung.

VI. Die heutige Stellung der Gattung Artemia in der Systematik, deren Formen und Ort ihres Vorkommens.

In der Geschichte der Systematik der Gattung *Artemia* habe ich schon darauf hingewiesen, daß die Gattung und später die Familie der *Artemia* wegen ihres Lebens in Salzwasser und der hiermit verbundenen Formveränderungen der Gattung *Branchipus*, bzw. der Familie der *Branchipodideae* von den ordnenden Systematikern gegenübergestellt worden ist. Schon früher gab es deren, die die Abtrennung der Gattung *Artemia* von der Gattung *Branchipus* für gezwungen hielten, und es ist aus ihren Werken zu entnehmen, daß aus der auf den Linnéschen »*Cancer stagnalis*« gebauten Gruppe der *Branchipoda* die auf »*Cancer salinus*« gehobene *Artemia*-Gruppe nicht ausgeschlossen werden kann.

Fischer (1834), später Grube (1853) waren der Meinung, daß die von Leach im Jahre 1819 aufgestellte Gattung *Artemia* aufzuhören habe und deren Formen, auf Grund ihrer anatomischen Zeichen, der Gattung *Branchipus* einzureihen seien. Es wurde, besonders seit Grubes Arbeit, das Verhältnis der Branchipoden zueinander klarer. Insbesondere haben Zenker (116), Schmankewitsch (92), Claus (39—40), Brauer (28—29), Simon (98), Grochowsky (60), Entz (48—49), Samter und Heymons (87) und Artom (8—13) diesbezüglich, auf überzeugende Argumente gebaute, entscheidenden Effekt hervorbringende Untersuchungen vollführt. Auf Basis der Ergebnisse der genauen und grundlegenden Arbeiten der erwähnten

Gelehrten durchgeführten Ausarbeitung, ferner der ordnenden Untersuchung des aus den verschiedensten Gegenden der Erde gesammelten *Artemia*-Materials hat neuestens v. Daday (1910) (43) innerhalb des Rahmens der Unterordnung der gesamten *Phyllopoda anostraca* der Gattung *Artemia* den ihr zukommenden Platz, wie es scheint, definitiv angewiesen.

v. Daday hat die alte Familie der *Artemiidae*, welche, nach Modifikation der Systematik Grubes abermals spukt, als Unterfamilie mit dem Namen *Artemiinae* eingeordnet und schließt diese mit den *Branchinectinae* in eine neue Familie unter dem Namen *Branchinectidae* zusammen wegen der gleichartigen Konstruktion der Greifantennen ihrer Männchen. Derzeit befindet sich daher die Gattung *Artemia* in der Unterordnung der *Phyllopoda anostraca* (schalenlose, blattfüßige Krebse) und in der Familie der *Branchinectidae*; außer dieser gehören noch vier andre Familien, *Branchipodidae*, *Chirocephalidae*, *Streptocephalidae* und *Polyartemiidae*, in diese Unterordnung. Dieses Bild der Systematik erklärt es, warum diejenigen, welche die Artemien mit den verschiedenen von den Artemien fernstehenden Formen der dazumal noch für gleichartig gehaltenen »*Branchipodidae*« verglichen haben, voneinander abweichende Daten erhalten haben.

v. Daday ist gelegentlich der Durcharbeitung des *Artemia*-Materials der Erde zu dem Resultate gelangt, daß von der beschriebenen, sehr großen Zahl von Arten der *Artemia*, deren Formen bisher zum Teil in die Gattung *Artemia*, zum Teil in die Gattung *Callaonella* gehört haben und mit 20 Arten vertreten waren, in eine einzige Gattung *Artemia* gefaßt, nur zwei Arten aufrecht erhalten werden können, und zwar die Arten *Artemia salina* L. und die *Artemia Jelskii* Grube. Letztere ist die Süßwasser- und Halbsalzwasser- (Brackwasser-) *Artemia*-Art, die erstere hingegen die eigentliche Salzwasserform. Die *Artemia salina* löst v. Daday, unter Beibehaltung der Überlieferungen der bisherigen Systematik, in vier Varietäten auf: 1. *principalis*, 2. *arietina*, 3. *Milhausenii* und 4. *Köppeniana*. Er hebt hierbei hervor, daß diese Varietäten in ununterbrochener Verkettung zueinander stehen, und daß einzelne morphologisch besonders charakterisierbare Formen es waren, welche die bisherige große Zahl der Arten ergeben haben.

Die zwei Untergattungen *Artemia* und *Callaonella*, in welche er die eigentliche Gattung *Artemia* zergliedert, sind ebenfalls das Resultat des Anknüpfens an die historische Vergangenheit. In der Unter-

gattung *Callaonella* vereinigt er die Arten *Callaonella Jelskii* Kulczyski (Grube) und die *C. Dubowskii* Grochowski mit der Art *Artemia Jelskii* (Grube).

Der Unterschied der beiden Untergattungen ist, daß bei der Untergattung *Artemia* das Abdomen länger ist als der Stamm, hingegen ist es bei der Untergattung *Callaonella* kürzer als der Stamm. Daß wir aber die Untergattung *Callaonella* mit der zu ihr gehörigen einzigen Art nur geschichtlichen Gründen zuliebe aufrecht erhalten können, erhält gelegentlich der Abhandlung über meine experimentellen Daten Bestätigung.

Die volle Berechtigung v. Dadays zu diesem Vorgange der Zusammenziehung stellt sich heraus, wenn wir das Vorkommen und die Verbreitung der Artemien überblicken.

Artemia Jelskii; Callao (Peru), Vranasee (Cherso) auch ♂.

Artemia salina var. *principalis;* Baskuntschaksee (Astrachan), Claushaven (Grönland), Fontainebleau (Frankreich), Marocco, Mergen-Sor (Sibirien) ♂, Montpellier (Frankreich), New-Hawen (Nord-Amerika), San José (Kalifornien) ♂, Taudja-el-Balia (Marocco) ♂, Termacin (Algeria), Torda, Vizakna (Ungarn), Weissowo (Rußland).

A. salina var. *arietina;* Adana (Syrien), Ahmaruh (Ägypten), Ain-el-Sira ♂, Aureansee (Australien), Bedah (Ägypten), Berre (Frankreich), Bouche du Rhône, Bukarest, Cagliari ♂, Kairo ♂, Capodistria, Cette (Frankreich), Chott-el-Ariana (Tunis), Damas (Klein-Asien), Dieuze (Frankreich), Djeroud (Ägypten), Fezzan, Glenelg (Australien), Great-Salt-Lake ♂, Greifswald ♂ (Deutschland), Goumphidieh (Ägypten), Haway-Insel, Herault (Frankreich), Kamakselsin (Akmolinsk), Karabugas (Rußland, Umgebung des Kaspisees), Kujalniksee (Rußland), Kurgaldschin, Larnaka (Cypern), Libia, Little-Salt-Lake, Loire inférieure, Lorraine (Frankreich), Luneville (Frankreich), Lusace (Frankreich), Lymington (England) ♂, Marignan (Frankreich), Marseille, Menotici (Krim), Missourghi (Algier), Monosee (Nord-Amerika), Montpellier, New-South-Wales, Nizza, Ochotskisches Meer, Odessa ♂, Palmira, Pirano ♂[1], Pouligen (Frankreich) ♂, Redwood-City (Nord-Amerika), Sandhills (Australien), Saskojesee (Krim), Sassyk-Kul ♂, Sebkhet-er-Riana (Tunis), Szék, Torda (Ungarn), Villeneuve (Frankreich), Vizakna (Ungarn).

A. salina var. *Milhausenii;* Aitiban (Kirgesia), Cagliari ♂, Isetzki (Kirgisia), Kulat-Kul (Kirgisia), Menotiki (Krim), Mulla-Kara (Transkaspien) ♂, Provuslia (Kirgisia), Schirri-ele-Kul (Kirgisia), Torda

[1] Aus meinen Züchtungen (Portorose).

(Ungarn), Saki (Krim), Usbaisee (Transkaspien), Urmi (Persien), Vizakna (Ungarn).

A. salina var. *Köppeniana;* Kujalnik-Liman, Odessa, Saki (Krim).

Unter diesen Fundorten gibt es viele, aus welchen zwei *Artemia*-Varietäten, weniger solche, aus welchen drei herrühren. Bei systematischer Sammlung werden immer häufiger Männchen bekannt, deren Vorkommen ich mit ♂ bezeichnet habe. Ich bemerke hierbei, daß an diesen Orten Aitemien sich auch parthogenetisch fortpflanzen, an einzelnen Oiten zeigen sich nur sehr selten, und auch nur einzelne Männchen.

Ein interessantes Bild gibt die Verteilung der Artemien auf einzelne Kontinente. Die betreffenden Daten sind jedoch, mit Ausnahme über Europa und Asien, nur sporadisch, weshalb die hier folgende Zusammenstellung nicht als vollständig gelten kann.

Die Gattung *Artemia* kommt vor in:	*Artemia*				
	Jelskii	*Principalis*	*Arietina*	*Milhausenii*	*Köppeniana*
Australien	—	—	+	—	—
Süd-Amerika	+	+?	—	—	—
Nord-Amerika.	—	+	+	—	—
Afrika	—	+	+	—	—
Asien	—	+	+	+	—
Europa	+	+	+	+	+

Bei Betrachtung der Orte des Vorkommens und der Tabelle der Verbreitung sehen wir, daß die Gattung *Artemia* auf der ganzen Erde verbreitet ist und hierbei die Formen nicht auf bestimmte einzelne Gegenden beschränkt sind. So ist die *Artemia Jelskii* aus Europa und Süd-Amerika bekannt. Die *A. principalis* kommt in Süd-Amerika[1], Nord-Amerika, Grönland, Asien, Afrika und Europa vor. Die *A. arietina* ist von den meisten Fundoiten bekannt und hat die größte Verbreitung, wahrscheinlich deshalb, weil diese Form in Salzwasser mittlerer Konzentration lebt, wie es die meisten Salzseen und die Salinen sind. Man hat sie in Europa, Asien, Afrika, Amerika, Australien und auf den Inseln Oceaniens gesammelt. Die *A. Milhausenii*,

[1] Nach Gerstaecker (Bronns Klassen und Ordnungen der Arthropoden, Bd. V, S. 1041) ist es wahrscheinlich, daß die von Darwin (Reise eines Naturforschers um die Welt, übers. von Carus, S. 73) erwähnten Branchiopoden in Salzwasser Artemien waren.

sowie *A. Köppeniana*, welche in sehr konzentrierten Lösungen vorkommen, sind nur in der Nachbarschaft der Grenzen Europas und Asiens gefunden worden.

Wenn wir überdies die einzelnen Fundorte der *Artemia*-Varietäten in Betracht ziehen, so finden wir, daß an mehreren solchen Orten, an welchen mehrere Varietäten vorkommen, diese solche sind, welche einander nahe stehen. So in Montpellier die *principalis*- und *arietina*-Formen, in Cagliari die *arietina* und *Milhausenii*, auf Saki die *Milhausenii* und *Köppeniana*. In Torda und Vizakna kommen die *principalis*-, *arietina*- und *Milhausenii*-Formen vor.

Das Vorkommen dieser Formen in verschiedenen, voneinander fernen Kontinenten, andernteils das Gedeihen einander nahestehender Formen an gleichen Orten spricht dafür, daß dies nicht solche Varietäten sind wie z. B. die Varietäten des Haushundes, welche als stabil betrachtet werden können, sondern, wie dies SCHMANKEWITSCH auseinandergesetzt hat (obwohl er einen Artübergang wahrzunehmen meinte), dem Grade der Salzwasserkonzentration entsprechende Formen. Das Salzwasser ist in Grönland ebenso wie in Australien oder der Hayti-Insel. Bei gleicher Dichte können gleiche Formen vorkommen. Sind doch diese Salzwasserbewohner gewissermaßen sogar von dem Einflusse des Klimas geschützt, indem das Salzwasser nach dem Konzentrationsgrad sich schichtet und ihre wärmesammelnde Eigenschaft sich überall geltend macht (es ist dies wahrscheinlich nicht das Privilegium der Siebenbürger Salzseen. VISKI (108)).

Die Verbreitung der Artemien auf der Erdoberfläche hat schon zur Zeit der Teilung des Urkontinentes stattgefunden, wie dies v. DADAY aus einigen glücklichen paläontologischen Funden, sowie aus den relativen morphologischen Zeichen der modernen Artemien zu den Branchipusen festgestellt hat, welche im Wege der Accommodation der Urform der *Branchinectidae* zum Salzwasser entstanden sind. Dieser Prozeß ist noch vor der Eocänperiode vor sich gegangen, denn der von den Paläontologen erwähnte *Branchipodites vectensis* Wood ist bereits ein vollständiger *Artemia*-Organismus. v. DADAY und ARLDT supponieren aus dem Erscheinen des *Branchipusites anthracinus* Goldenberg (welche übrigens ebenfalls eine Branchinecta ist) zur Karbonperiode, daß die Urform der *Phyllopoda anostraca* schon im Kambrium sich in die heutigen charakteristischen Kreise verteilt hat. So sind auch die Artemien auf den betreffenden Kontinenten zurückgebliebene Boten uralter Zeit. Um so auffallender ist es, daß trotz ihrer seit uralter Zeit bestehenden Isolation und Vorkommens an verschie-

denen voneinander entfernten Gegenden identische Formen zu finden sind, welche aller Wahrscheinlichkeit nach auf äußere Einwirkungen gleichartig reagieren.

Zur leichteren Orientierung in der derzeitigen Systematik der Gattung *Artemia* gebe ich die nebenstehende Übersichtstabelle, in welcher nach den unterscheidenden Merkmalen die Formen zusammengestellt sind.

Durchsichttabelle der Gattung *Artemia*.

Der Abdomen ist im Vergleiche, als der Rumpf
- kürzer: Subgenus *Callaonella*: *A. Jelskii* (Grub.)
  - in Süßwasser . . . . [f. *Dubowskii* (Groch.)]
  - in Salzwasser . . . . [f. *Jelskii* (Grub.)]
- länger: Subgenus *Artemia*: *A. salina* (L.)
  - Gabelanhängsel
    - fehlend . . . . v. *Köppeniana* (S. Fisch.)
    - vorhanden
      - beweglich . . . . v. *principalis* (Simon)
      - unbeweglich
        - plattig . . . v. *arietina* (S. Fisch.)
        - cylindrisch . v. *Milhausenii* (G. Fisch.)

VII. Die Variation der Arten der Gattung Artemia in alter und neuer Beleuchtung.

Die Formveränderungen der Artemien, welche der Konzentration des Salzwassers entsprechen, müssen wir auf Grund neuerer Forschungen anders bewerten, als es Schmankewitsch und die seiner Auffassung folgen, taten. Mit Entwicklung der Planktonologie müssen wir immer mehr solche Arten in gewisse Formkreise vereinigen, welche früher als selbständige Formen galten. Saisondi- und Polymorphismus wurden bekannt, ferner die Verkettung solcher Formen, welche auf Temperaturänderung, bzw. mit Temperatur verbundener Wasserdichtigkeit, eventuell Änderung des specifischen Gewichtes des Wassers, zurückzuführen waren. Diese Varietäten kennen wir unter dem Namen Lokal-, Temporal- und Dichtigkeitsvarietäten (Wesenberg-Lund 113).

Aber auch unter den Branchipusen kann man ähnlich bewertete Variierungen antreffen, wie dies v. Daday (45) bei den Formen der *Branchinecta* (*Branchipus*) *ferox* »*hibernalis*«, »*vernalis*« und »*aestivalis*« beobachtete, solche hat übrigens auch Hartwig (64) beobachtet, er hält sie für Hungervarietäten.

Die besonders starke Variation bei den Artemien entsteht nach Brauer (28) infolge von Gebrauch, eventuell Nichtgebrauch gewisser Organe. Nach Entz (48) bestimmt die Dichtigkeit

der Lösung, bzw. die Größe des inneren Widerstandes (Viscosität) die Entwicklung der Form der *Artemia*. Höber (65) sucht in den osmotischen Eigenschaften des Salzwassers den Grund der formenden Kräfte der Artemien. Steuer (103) meint durch eine gewisse Einigung beider Auffassungen die Erklärung der Variabilität geben zu können. Ganz neu ist Artoms (17) Auffassung, der unter den *Artemia*-Varietäten nach deren Fortpflanzungsweise (10) oder nach der Zahl der Chromosomen Ordnung zu schaffen glaubt. Artom nennt die regelmäßig mit ♂- und ♀-Formen zweigeschlechtlich sich vermehrenden Artemien »*univalens*«, die parthenogenetisch sich fortpflanzenden »*bivalens*« Varietäten (16).

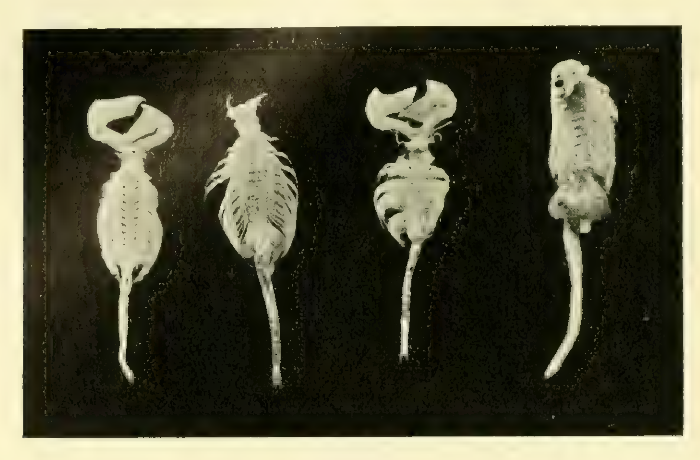
Artom hat diese Varietäten auf Grund seiner Studien über Artemien, welche durch befruchtete Eier sich fortpflanzen, aus Cagliari, oder parthenogenetisch sich fortpflanzen, aus Capodistria, aufgestellt. Es kann dies aufrecht erhalten werden, solange an dem betreffenden Orte keine männlichen Tiere gefunden werden. Capodistria betreffend, kann dies kaum aufrecht erhalten werden, denn mir ist es gelungen, in meiner aus Pirano-Portorose — in der Nachbarschaft Capodistrias — stammenden Züchtung zwei Männchen bis zur Geschlechtsreife aufzuziehen. Daß übrigens die parthogenetische Fortpflanzungsweise der Artemien nur gelegentlich ist und kein solch stabiles Kriterium, welches zur Aufstellung einer »Varietät« berechtigt, wird nicht nur durch meine aus Portorose stammende Züchtung (Fig. 4) bekräftigt, es bestätigen dies auch Anikins (6) Versuche, dem es als ersten gelungen ist, aus den Nachkommen parthenogenetisch sich fortpflanzender Artemien (durch »Hungern«) Männchen zu züchten. Artom selbst hält in dieser Beziehung Lymington und Odessa, an welchen Orten schon gelegentlich Männchen vorkamen (Butschinsky 35) für problematisch. Über Odessa hebt Schmankewitsch hervor, daß während seiner Beobachtung im Laufe des Frühlings die Männchen häufig waren. Zu diesen hebe ich noch aus Europa Greifswald hervor, von wo, nach Zenkers (116) Angabe, Männchen ebenfalls bekannt sind.

Übrigens werden Männchen, nach sorgfältiger Untersuchung, immer an mehr und mehr Orten gefunden, nur in deren Häufigkeit besteht ein sehr großer Unterschied (s. Daday 43).

Die parthenogenetischen und mittels befruchteter Eier sich fortpflanzenden Varietäten sind kaum aufrecht zu erhalten. Einstweilen müssen wir die von Schmankewitsch aufgestellten, auch von Samter und Heymons behaltenen Formen, oder die mit den Branchipusen

in engem Zusammenhang stehenden DADAYschen Arten und Varietäten als bestehend annehmen.

Wir müssen aber den Wert, welchen diese Formen im Verhältnis zueinander darstellen, kennen.



Textfig. 4.
Zwei männliche und zwei weibliche *Artemia salina* aus meiner von Portorose stammenden Zucht. 4fache Vergrößerung.

Die fünf Formen des SCHMANKEWITSCH		DADAYS Arten bzw. Varietäten
1. *Artemia salina* var. *b*	=	1. *Artemia salina* var. *principalis*
2. *Artemia salina* var. *a* 3. *Artemia salina* var. *typica*	=	2. *Artemia salina* var. *arietina*
4. *Artemia Milhausenii* var. 1	=	3. *Artemia salina* var. *Milhausenii*
5. *Artemia Milhausenii* var. 2	=	4. *Artemia salina Köppeniana*
bei SCHMANKEWITSCH nicht vorhanden.		5. *Artemia Jelskii*

Nach der Einteilung von ENTZ (48) gehören die Formen 1, 2 und 3 SCHMANKEWITSCHS und die Formen 1, 2 und 5 DADAYS zur Gruppe *Artemia salina* var. *furcata* und die Formen 4 und 5 SCHMANKEWITSCHS sowie 3 und 4 DADAYS zur Gruppe *Artemia salina* var. *biloba*.

Die Einteilung von ENTZ hat einen sehr großen orientierenden Wert, weil bei ihm die in wenig dichtem Salzwasser lebenden gegenüber den in konzentriertem Wasser lebenden einen gesonderten Formenkreis bilden.

VIII. Die Verschiedenheit der Zuchtflüssigkeiten. Salinen, Salzseen, Natronlauge-Seen, künstliche Salzlösungen.

Die Variationen der Artemien sind weder an einen geographischen Ort, noch an eine bestimmte Zusammensetzung der Salzlösung gebunden. Sie kommen auf dem Erdball überall vor, und sind nicht wählerisch in den Salzwässern.

Die an verschiedenen Orten der Erde befindlichen Salinen, welche zur Eindampfung des Seewassers dienen, sind noch am ähnlichsten zusammengesetzt. Abwechslungsreicher sind schon die vom Meer abgeschlossenen Limanen zusammengesetzt und die ganz selbständig entwickelten Salzseen, unter welchen auch die laugenhaltigen Seen bevölkert sein können.

Der Umstand, daß die Artemien nicht nur in den meisten natürlichen Seen, sondern gelegentlich künstlicher Züchtung in den verschiedensten Salzlösungen fortkommen, läßt darauf schließen, daß bei diesen Tieren — abgesehen von gewissen zum Stoffwechsel notwendigen Salzen — wenn dieses Salz für sie nicht direktes Plasmagift ist, die Qualität des in der Zuchtflüssigkeit gelösten Salzes ganz gleichgiltig ist. Hingegen ist jener Zustand der Lösung von Einfluß, welcher je nach der Konzentration der Lösung, deren physikalische Eigenschaft bestimmt. So kann die Formveränderung der Artemien zurückgeführt werden auf das spezifische Gewicht der Lösung, deren innere Reibungsverhältnisse (Viscosität?) auf die den Stoffwechsel beschleunigende Wärme der zumeist nach verschiedener Konzentration geschichteten Salzlösungen, die Verdünnung der Salzlösungen infolge von Niederschlägen und vielen in ihren Details noch unbekannten Faktoren.

Daß bei der Variation der Artemien nicht die Zusammensetzung der Salzlösung maßgebend ist, sondern der Grad ihrer Konzentration, erhellt sogleich, wenn wir einige Orte ihres Vorkommens in bezug auf die Zusammensetzung der Lösungen vergleichen, mit solchen, in welchen allen dieselbe *Artemia*-Form, z. B. die *Artemia salina* var. *arietina*, der gemeine Bewohner ist.

1. Zusammensetzung des Aknasees (Ungarn) in 1 l Lösung (Viski 108).

NaCl	131,8590
$MgCl_2$	0,7220
	132,5810 g

	Übertrag 132,5810
Na_2SO_4	0,4118
$CaSO_4$	1,7784
$Mg(HCO_3)_2$	0,0584
$Fe(HCO_3)_2$	0,0089
$Al(OH)_2$	0,0119
Summa der Salze	134,8572 g

2. Zusammensetzung des Tökölysees (Ungarn) in 1 l Lösung (BRECKNER 30).

NaCl	157,649
$MgCl_2$	23,334
Na_2SO_4	10,352
$CaSO_4$	3,144
$CaCl_2$	6,309
KCl	1,969
Br, Fe, Al in Spuren	
Summa der Salze	203,007 g

3. Portorose, 31° Beaumé, Sole in 1 l Lösung (DAMIRI).

$MgCl_2$	165,268
$MgSO_4$	72,634
Na_2SO_4	12,365
NaBr	19,258
NaCl	66,287
KCl	23,590
SiO_2	0,557
Summa der Salze	359,959 g

4. Cagliari, in 1 l Mutterlösung in g (ARTOM 7).

Salz	25° B. sp. G. = 1201	30° B. sp. G. = 1264	35° B. sp. G. = 1320
$CaSO_4$	2,07	—	—
$MgSO_4$	22,64	78,76	114,48
$MgCl_2$	29,55	101,60	195,31
KCl	4,90	18,32	32,96
NaBr	5,23	14,72	20,39
NaCl	268,90	218,80	159,76
	333,29	426,20	522,93

Wenn wir die Zusammensetzung der Lösungen vergleichen, so sehen wir, daß nicht nur die Lösungen der verschiedenen Orte, sondern auch je nach verschiedener Konzentration selbst die an demselben Orte sehr voneinander abweichen. Das Verhältnis wird noch komplizierter, wenn wir berücksichtigen, daß in den Salzseen die Zusammensetzung der Lösung von Schicht zu Schicht sich ändert; und wenn wir den saisonmäßig eintretenden verdünnenden Einfluß der Niederschläge in Betracht ziehen, so wird die Veränderlichkeit noch auffallender. Diesen Veränderungen wohnt eine bestimmende Rolle inne, bei Beurteilung dessen, wie die Variationen in demselben Nährwasser zu gleicher Zeit vorkommen können.

Aber nicht nur durch Niederschläge, sondern auch durch Verdampfung ändert sich nicht nur die Dichte, sondern auch das relative Verhältnis der einzelnen Salze zueinander. In auffallender Weise wird dies durch ARTOMS obige Tabelle illustriert, nach welcher die Mg-Salze bei größerer Dichte bedeutend zunehmen, während die Na-Salze abnehmen.

Daß die Zusammensetzung der Salze die Artemien nicht alteriert, können wir aus dem Vorangegangenen vermuten. Aber auch experimentell kann man dies deutlich beweisen. Schon OSTROUMOFF (81) hat die Entwicklung der Eier in verschiedenen Salzlösungen und deren Mischungen zum Gegenstande seiner Untersuchungen gemacht. BRECKNER (30—31) hat überdies durch seine systematischen Untersuchungen nachgewiesen, daß die Chloride und Sulfate des Na, Mg, Ca nicht nur nicht giftig sind, sondern wenigstens in kleiner Menge zur Entwicklung der Artemien notwendig sind. Nur von den K-Salzen stellte er einen vergiftenden Einfluß fest, der sich übrigens bei Gegenwart der andern oben genannten Salze nicht äußert.

Meine Experimente bestätigen BRECKNERS Wahrnehmungen, und zwar konnte ich außer in der in NaCl-Lösung vorgenommenen Hauptzüchtung auch in $MgSO_4$ und $CaCl_2$-Lösungen normale, geschlechtsreif sich fortpflanzende Züchtungen bewerkstelligen.

Meine Züchtungen in KCl und K_2SO_4 sind nach Aufgehen der Eier eingegangen. Es ist mir auch bis jetzt nicht gelungen, in Na_2CO_3-Lösungen dauernde Züchtung zu erhalten, wenn sie auch durch Monate lebend blieb. Bezüglich dieser meiner Züchtungen erwähne ich, daß ich von den durch BRECKNER festgestellten notwendigen Salzen der zum Experiment notwendigen Hauptlösung eine minimale Menge (2—3%) hinzugesetzt habe.

Ich erwähne hier, daß die Formentwicklung der Artemien in

diesen Mg und Ca enthaltenden Lösungen beiläufig so war, wie bei derselben Konzentration in den von mir als Hauptlösung verwendeten Na-Lösungen.

Bezüglich dessen, in welcher Menge die Salze der Zuchtflüssigkeit bei den in derselben lebenden Artemien vertreten waren, dies zu bestimmen war Herr L. Eckert, Adjunkt an dem chemischen Institut der Universität in Budapest, so freundlich, wofür ich ihm hier meinen Dank abstatte.

Wir haben die in 1080 spez. Gewicht habender Seesalzlösung (ca. 10% NaCl) lebenden, ausgewachsenen Artemien erst rasch mit destilliertem Wasser, dann mit nach dem Vorgang Winklers vollkommen wasserfrei gemachtem (über metallischen Ca-Feilspänen destilliertem) Alkohol abgespült, dann nach rascher Entfernung des Alkohols ihr Gewicht bestimmt. (Das Gewicht eines Stückes durchschnittlich = 14 mg.) Dann haben wir nach Einäscherung der Tiere den Cl-Gehalt, und auf Grund desselben den NaCl-Gehalt bestimmt. Der Durchschnitt dreier Versuche ergab 0,8% Kochsalzgehalt, beiläufig so viel, als in der Gewebsflüssigkeit der Arthropoden nachzuweisen ist (Turner 106).

Jedenfalls beweist dies Ergebnis so viel, daß die innere Zusammensetzung des Organismus von der Konzentration der äußeren Zuchtlösung unabhängig ist. Wir müssen daher die im Organismus vor sich gehenden Modifikationen auf den Reiz, den die äußere Lösung verursacht, zurückführen. Dasselbe Resultat hat auch Entz, auf einem andern Weg wandelnd, festgestellt.

IX. Die Provenienz meines Versuchsmateriales. Meine an den Artemien gemachten biologischen Beobachtungen. Männliche Tiere.

Die Umstände, unter welchen die Eier der blattfüßigen Krebse sich entwickeln, untersuchend, bin ich zum Ergebnis gelangt, daß sie sich gleichgesetzmäßig entwickeln, ob wir die Eier eintrocknen lassen, ihnen durch Salzlösung Wasser entziehen, oder ihre konzentrierte Zuchtlösung verdünnen (Abonyi 2, 3, 4).

Meine Untersuchungen bezogen sich auf einige Süßwasserphyllopoden, ich war der Meinung, das Resultat meiner Beobachtungen mit dem Lebendiggebären der Artemien in Einklang bringen zu können. Zur Erreichung dieses Zweckes habe ich *Artemia*-Züchtungen benötigt, von welchen ich im Dezember 1910 die erste angelegt habe.

Durch Gefälligkeit der Badedirektion von Portorose bei Triest bin

ich zu Artemieneiern — in halb eingetrocknetem Salinenschlamm — gelangt, hierfür spreche ich ihr hiermit meinen Dank aus.

Auch Herrn J. Viski schulde ich Dank, der so freundlich war, mir aus einem der Siebenbürger Salzseen, aus dem »Dörgötó«, im Oktober 1912 Eier zu senden. Herr Viski, der dazumal eben die geophysischen Eigenschaften dieser Salzseen studierte, sandte mir die auf der Oberfläche des Sees schwimmenden Eier, auf Fließpapier gesammelt und getrocknet, in einem Brief. Letztere Methode der Einsammlung ist einfacher, entspricht ebenso dem Zwecke, als die Versendung mit Schlamm; in letzterem Fall muß man bei Anlegung und Bevölkerung der Zucht die Entwicklung einer besonderen Algenfauna abwarten.

Meine Beobachtung und Aufarbeitung bezieht sich zum größten Teil auf das Material aus Portorose, ich konnte nämlich aus dem Dörgötó bis jetzt nur einige Generationen aufziehen.

Mein Material aus Portorose habe ich im Juli 1912 an Ort und Stelle, mit Unterstützung der Direktion der Triester zoologischen Station, ergänzt. Ich habe Artemien gesammelt und in lebendem Zustande transportiert, damit sie mir zum Vergleich meiner Resultate als kontrollierende Zucht dienen (Taf. V).

Das Entwickeln der *Artemia*-Eier betreffend, habe ich auf Breckners (30) Erfahrungen gebaut. In einer mit 3,5% Seesalzlösung angesetzten Flüssigkeit entwickelten sie sich und Ende Dezember 1910 hatte ich schon einige (3—5) geschlechtsreife Exemplare, welche dann parthenogenetisch sich nach Tausenden vermehrt haben — unter diesen habe ich im ganzen zwei männliche gefunden. Sie stehen seither in Salzlösungen verschiedener Konzentration in ununterbrochener Beobachtung.

Nachdem ich mich davon überzeugt habe, daß das Reifen der unbefruchteten *Artemia*-Eier auf derselben Gesetzmäßigkeit beruht, wie ich es schon für die in Süßwasser lebenden blattfüßigen Krebse festgestellt habe (Abonyi 4), habe ich mich entschlossen, die Versuche Schmankewitschs, was die weitere Züchtung und Erhaltung der Zucht in Zuchtflüssigkeit verschiedener Konzentration anlangt, zu wiederholen. Solange ich die Schwierigkeiten des Anfanges nicht überwunden hatte, ist die Bevölkerung voneinander abweichender Lösungen sehr schwer gegangen. Die Zuchtflüssigkeiten habe ich, anstatt der früher gebrauchten Beauméschen Skala, der Übersichtlichkeit halber nach spezifischem Gewicht bezeichnet, zusammengestellt.

Bei allmählichem Übergang der Züchtung in dichtere Salzlösungen waren die Schwierigkeiten geringer, als umgekehrt.

Schon im 6. Monate der Züchtung ist in einer Salzlösung zwischen 1035—1110 spezifischem Gewicht bei einer Temperatur zwischen 18° bis 30° C die Vermehrung so gut gegangen, daß ich weitere Erfolge erwarten konnte. In den ersten Tagen des Juni habe ich in der in Lösung von 1045 spec. Gewicht bewerkstelligten Züchtung Individuen ungewöhnlicher Form wahrgenommen, welche nach einigen Häutungen (zwei Exemplare waren vollkommen ausgewachsen) sich als männliche Tiere erwiesen haben. In einem viereckigen, 12 l fassenden, die Zucht enthaltenden Glasgefäß habe ich sie mehrere Tage hindurch beobachtet. Man konnte sie leicht an ihren Greifantennen erkennen, hauptsächlich daran, daß sie mit den gefangenen weiblichen Tieren in längerer Kopulation verblieben, mit ihnen in Zwischenräumen von 4—5 Minuten einen befruchtenden Aktus vollbrachten, dann nach mehrstündigem Miteinanderschwimmen ein andres weibliches Tier einfingen.

Um die Veränderungen zu beobachten, welche die männlichen Artemien durch die Befruchtung auf die Eier ausüben, habe ich sie mit je einem weiblichen Tier isoliert. Ich habe jedoch weder in der Dicke der Eihaut, noch in der Reifung des Eies, bzw. im Lebendgebären der Weibchen einen Unterschied wahrgenommen, sie reiften ebenso innerhalb des Eihalters wie bei den in gleicher Konzentration lebenden jungfräulichen Schwestern.

Am 11. Juni 1911 zeigten sich an beiden Männchen Alterserscheinungen. Ihre rote Farbe verblaßte, sie ruderten träge mit ihren kiementragenden Füßen. Am 12. lebte das eine nicht mehr, das andre bewegte sich kaum. Beide habe ich in Formalin und dann in Alkohol konserviert samt ihren Weibchen (s. Fig. 4).

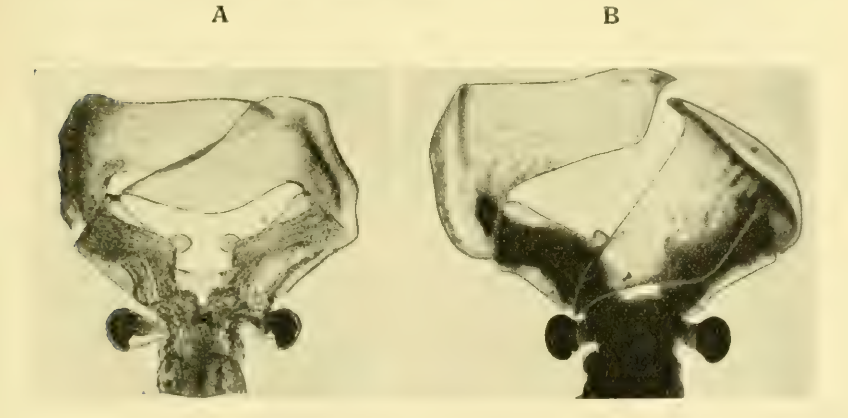
Das Erscheinen von Männchen hat mich um so mehr überrascht, als es die ersten Exemplare waren, welche aus den Salinen bei Capodistria herrühren. Es ist dies um so überraschender, als nach Artom (10) dort keine vorhanden sind, auch keine Männchen vorhanden sein können, weil die dort vorhandene *Artemia salina* die männchenlose Varietät ist.

Artoms Auffassung kann daher jetzt nicht mehr aufrecht erhalten werden, wahrscheinlich auch für die parthenogenetischen Artemien andrer Orte nicht, denn, wie ich es schon oben auseinandergesetzt habe, wird allmählich kaum ein Ort zu finden sein, wo Männchen sich nicht vorfinden ließen. Die auf histologischer Grundlage gebauten zwei Formen Artoms, *univalens* und *bivalens*, habe ich keinen Grund,

in Zweifel zu ziehen; glaube jedoch, daß ihre Bedeutung als »Varietät« von nicht solcher Tragweite ist, daß hierauf weiter gebaut werden könnte.

Meine männlichen Exemplare unterscheiden sich übrigens von den aus Cagliari stammend beschriebenen gar nicht, wovon wir uns durch Vergleichung der Köpfe des von ARTOM mitgeteilten und dem eines von meinen Männchen überzeugen können (Fig. 5).

Übrigens hat auch schon ANIKIN (6) von Artemien, welche in der Regel sich parthenogenetisch fortpflanzen, Männchen gezüchtet, deren Vorkommen er auf Nahrungsmangel zurückführt. Da ich bis jetzt



Textfig. 5.
Köpfe männlicher *Artemia salina*. *A*, aus CAGLIARI nach Photographie ARTOM (7); *B*, aus meiner Züchtung von Protorose, eigene Photographie. 15fache Vergrößerung.

in meiner Züchtung außer den erwähnten zwei Männchen keine andern gefunden habe, kann ich keinen bestimmten Standpunkt einnehmen.

Ihr Erscheinen kann ich derzeit nicht begründen. Möglicherweise kann man es — auf Grund von Analogien — auf eine schnellere Entwicklung in höherer Temperatur zurückführen.

X. Meine Artemiazüchtungen von Süßwasser angefangen bis zur Grenze der Kristallisationsdichtigkeit.

Ich hatte im Sommer 1911, in Lösungen zwischen 1012 und 1142, welche ich durch Verdünnung oder Verdichtung meiner Nährlösungen dargestellt habe, stabile Züchtungen erzielt. Zu dieser Zeit konnte ich schon die voneinander abweichende Einwirkung der verschieden konzentrierten Salzlösungen auf das Gehaben der Artemien auch in bezug auf das Legen der Eier und Gebären lebender Tiere beobachten.

In Lösungen geringer Dichtigkeit schwammen sie lebhaft ohne Hindernis in jeder Richtung, hingegen zeigten sie sich in dichteren Lösungen träger, ihre Bewegungen waren weniger lebhaft, die Ruderbewegungen ihrer Kiemenfüße seltener; sie mußten immer gegen die hebende Wirkung der dichten Lösung kämpfen. In den dichtesten Lösungen kämpften sie mit dem Kopf nach unten gewendet gegen die auftreibende Kraft der Lösung, welche die weniger strebsamen sogleich an die Oberfläche jagte. Dieses fortwährende auf dem Kopfstehen beginnt schon im Larvenzustand. Der Abdominalteil der Naupliuse enthält die an Fettropfen reichen embryonalen Zellen, welche diesem Körperteil, im Vergleich mit dem vorderen, ein geringeres specifisches Gewicht verleihen.

Es ist anzunehmen, daß diese Wirkung des Unterschieds des specifischen Gewichts auf die sich entwickelnde *Artemia* ebenso modifizierend einwirkt, als das freie, rasche Herumschwimmen in wenig dichter Lösung. In dichter Flüssigkeit ist das Abdomen mit seinem Furcalende ein außer Tätigkeit gesetzter Körperteil, ein überflüssiges Organ, hingegen ist es in diluierten Lösungen Steuerapparat und Schwimmorgan, wie bei den in Süßwasser lebenden Branchipusen. Der Beobachtende gelangte zu demselben Schluß, welchen Entz (48) für die Artemien der Salzseen Siebenbürgens gezogen hatte, insbesondere daß der Schwanzanhang ein Steuerapparat ist, welcher der Inanspruchnahme entsprechend sich entwickelt.

Ich habe auch beobachtet, daß die Artemien in weniger dichtem Salzwasser größer und in dichterem kleiner sind, worauf übrigens schon Schmankewitsch die Zoologen aufmerksam gemacht hat.

Ferner habe ich beobachtet, daß die Artemien in weniger dichten Lösungen (unter 1050 spec. Gew.) keine Eier gelegt haben, sondern ohne Ausnahme lebende Junge gebaren; hingegen nahm oberhalb bezeichneter Dichtigkeit (1050) mit Zunahme derselben die Zahl der Eierlegenden zu. Die Eier haben sich in diesen dichten Lösungen an die Oberfläche gehoben und in sehr großer Menge angehäuft, in kleinem bot sich ein Bild dar, wie es in den konzentrierten Salzseen Siebenbürgens im Herbst sich einzustellen pflegt (Viski 108). Bei vorsichtigem Zusatz wenigen Süßwassers, wodurch die obere Schicht der Salzlösung stark verdünnt wird, entwickelt sich eine ungemein große Zahl von Eiern, welche das Aquarium wieder bevölkern. Gewiß wird auch in der freien Natur die Verdünnung der Salzlösung durch Regen- oder Grundwasser, in Salinen durch Zufluß von neuem Meerwasser die Entwicklung der Eier durch Anregung osmotischer Er-

scheinungen begünstigen, wie dies OSTRUMOFF (81) und BRECKNER (30) bei der Entwicklung der *Artemia*-Eier beobachtet haben, und wie ich es in bezug auf die Entwicklung der Eier sämtlicher Phyllopoden experimentell sichergestellt habe (ABONYI 4).

Es ist schon SCHMANKEWITSCH aufgefallen, daß in weniger salzhaltigem Wasser das Verhältnis des Abdomens zum Rumpfteil bei der *Artemia* ein andres ist, als in konzentrierten Lösungen (Taf. I). Es war ein allgemein angenommenes Axiom der Systematik, daß im Verhältnis des Kopf-Rumpf (Stamm) und des Abdomens der Artemien zueinander bei den »*Artemia*-Arten« das Abdomen länger ist als der vordere Körperteil, hingegen bei den »*Callaonella*-Arten«, welche in Süßwasser oder wenig salzigem Wasser fortkommen, der Kopf-Rumpf länger ist als das Abdomen. Ich war sehr überrascht, wahrzunehmen, daß bei den in meiner verdünntesten Salzlösung (1012) lebenden Artemien das Körperverhältnis sich in einer solchen Weise änderte, wie es für die Untergattung *Callaonella* charakteristisch ist, d. h. das Abdomen ist kürzer geworden als die Länge des Kopfes und Stammes zusammen.

Diese Beobachtung hat mich veranlaßt, zu versuchen, dieses Verhältnis bei den Artemien durch weitere Verdünnung der Lösung auf das für *Callaonella* festgestellte Verhältnis zu führen. Dies ist mir jedoch bisher nicht gelungen, weil meine Artemien unter 1010 spec. Gewicht der Lösung keine stabile Zucht ergaben. Sie leben noch bei 1005, sogar bei vorsichtiger Verdünnung dieser Lösung, — so daß sie schon als Süßwasser betrachtet werden kann, wie es mir auch gelungen ist, in so wenig dichter Lösung gleichzeitig *Branchipus stagnalis*, *Streptocephalus torvicornis* und Artemien mehrere Tage hindurch lebend zu erhalten.

In eine so wenig dichte Lösung kann man nur aus der unmittelbar nächsthöheren Konzentration Artemien überführen, weil die aus den Lösungen mittlerer und hoher Konzentration übertragenen in kurzer Zeit zugrunde gehen, gewiß deshalb, weil — wie es HÖBER (65) voraussetzt — das osmotische Gleichgewicht mit der Salzlösung so hoch eingestellt ist, daß es sich mit der verdünnten nicht mehr ausgleichen kann. Mit allmählicher und gradueller Verdünnung habe ich mehrere Monate hindurch meine Artemien durch fünf bis sechs Generationen in die verdünntesten Lösungen überführt, aus welchen mittels vorsichtig vollführter gradueller Manipulation sie wieder in die konzentrierteste Lösung zurückversetzt werden können. Das letztere geht jedoch leichter, denn durch gleichmäßige allmähliche

Verdampfung kann man ohne Unterbrechung leichter zu Flüssigkeiten größerer Konzentration und dadurch neuer Artemienformen gelangen.

Ich habe jedoch einen hartnäckigen Widerstand beobachtet, den der einmal sich accommodiert habende Organismus, wenn er einmal schon differenziert ist, auch in seinen Nachkommen zu leisten bestrebt ist. Daß die äußeren Faktoren dennoch über den konservativen Organismus siegen, wird durch beifolgende drei Originalphotographien, im Vergleich zu daneben gestellten zwei *Callaonella*-Zeichnungen Grochowskis und Kulczyckis, auffällig illustriert (Taf. I, Fig. 1—5).

XI. Die der Salzkonzentration entsprechende Form. Die Modifikation der Gabelanhängsel. Änderung des Wuchsverhältnisses.

Schon die oberflächliche Besichtigung der Züchtungen hat mich davon überzeugt, daß zwischen den in größter Konzentration und am wenigsten dichter Flüssigkeit gezüchteten Artemien ein Unterschied in der Farbe, Größe, Gabelfortsätzen, Körperverhältnissen und Umwandlungsfähigkeit besteht. Jedoch zeigen die Züchtungen, welche einander in der Konzentration nahe stehen, einen derart minimalen Unterschied, daß man bei diesen nur wegen der Kontinuität der Reihe darauf schließen könnte, daß auch bei diesen eine ähnliche Modifikation des Organismus besteht, wie sie bei den Repräsentanten der extremen Formen sich auffällig zeigt.

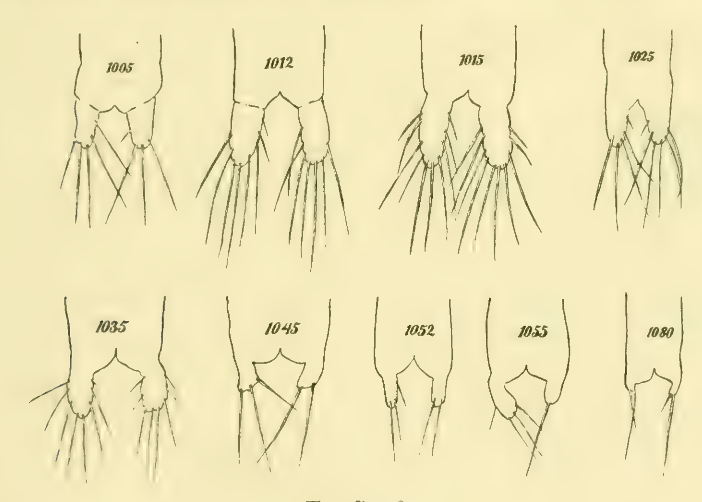
Zuerst habe ich die Gabelanhängsel untersucht. Nach Form derselben wurden eben die Artemien in Aiten, bzw. Varietäten eingeteilt.

Ich sende voraus, daß die in den verschieden konzentrierten Salinen Portoroses (Piranos) vorkommenden Artemien in der Literatur als *Artemia arietina* Fischer, bzw. *Artemia salina* (L.) var. *arietina* (Fisch.), Dadays Bezeichnung, figurieren. Erwachsen sind sie 12 bis 14 mm lang, vermehren sich parthenogenetisch, ihre Gabelborsten sind zumeist 4—4, 4—3, 3—3, 3—2, nur selten und bei den unentwickelten Formen ist ihre Zahl geringer. Wenn der Borsten wenig sind, und zwar 2—2, 1—2, so sind die Gabelfortsätze fingerförmig, sind die Borsten zahlreicher, so sind die Gabelfortsätze plattenförmig ausgebreitet.

In der permanent gehaltenen Lösung des Laboratoriums hörte die Variation der Borstenzahl auf, oder war aufs Minimum reduziert, so daß ich bei den permanenten Züchtungen kaum eine Abweichung gefunden habe, wenn ich vollständig ausgewachsene Exemplare untersucht habe. Hingegen konnte ich bei Züchtungen in Lösungen ver-

schiedener Dichte eine Verschiedenheit der Zahl der Borsten und der Form des Gabelfortsatzes beobachten, welche nicht nur von der Mutterzüchtung, sondern auch voneinander wesentlich unterschieden waren (Fig. 6).

Von den diluiertesten Lösungen 1003, 1005 und 1010 spec. Gewicht abgesehen, in welchen die normale Fortpflanzung nicht bestand, daher auch eine dauernde Züchtung nicht möglich ist, sind die Tiere unter gewissen Zeichen der Verkümmerung noch vor ihrer Geschlechtsreife zugrunde gegangen. Diese trugen bis zu ihrem Ende jene Merkmale, welche sie von der Mutterzucht mitgebracht haben. Hingegen schien



Textfig. 6.

Die Gabelfortsätze mit den Borsten der in verschiedenen dichten Lösungen lebenden Artemien. Die eingeschriebenen Zahlen zeigen das specifische Gewicht der Lösung an. Vergr. etwa 25fach.

bei den stabilen Züchtungen ein Zusammenhang zwischen der Konzentration der Lösung und der Zahl der Borsten zu bestehen, wie ihn Entz (98) in den Salzseen Siebenbürgens und Artom (8) bei den in Cagliari vorkommenden Artemien auch beobachtet haben, daß nämlich in weniger dichten Lösungen die Zahl der Borsten geringer, in konzentrierten Lösungen zahlreicher ist.

Bei 1012 spec. Gewicht ist die Züchtung nach und nach gut gegangen, noch besser, wenn ich die Konzentration der Lösung auf 1015 hob. In dieser Lösung entwickelten sich plattenförmig die Gabelfortsätze, auf welchen viele Borsten entstanden, und die sich zum Teil oder ganz abschnürten, was wahrscheinlich deshalb notwendig geworden ist, weil hierdurch die Artemien, sowie die im Süßwasser lebenden

Branchipuse das Abdomen leichter biegend, schneller, sogar schnellend schwimmen können. Hiermit steht im Zusammenhang, daß der abgegliederte Gabelfortsatz von der Nachbarschaft Muskeln erhält. Die Nachkommenschaft der ursprünglichen »*arietina*«-Formen hat in diesen wenig dichten Lösungen einen für die »*principalis*«-Varietät charakteristischen Gabelfortsatz entwickelt, einen ebensolchen, wie er bei den Süßwasserbranchipusen, sowie auch bei der in Süßwasser und Halbsüßwasser (Brackwasser) lebenden *Artemia Jelskii* vorhanden ist.

In der Lösung von 1023—1035 ist die Zahl der Borsten noch immer bedeutend, aber die Abgliederung des Gabelfortsatzes kommt nicht einmal ausnahmsweise vor. Die Artemien schwimmen langsamer, führen mit ihrem Abdomen nur ausnahmsweise Schnellbewegungen aus, ihr Gabelfortsatz ist plattenförmig mit vielen Borsten, von welchen die mittleren sozusagen auf Kosten der übrigen sich zu verlängern beginnen. Diese Form ist schon die »*arietina*«-Varietät, doch steht sie noch nahe der »*principalis*«.

Mit Zunahme der Konzentration nimmt von da an die Zahl der Borsten rasch ab. Dementsprechend fangen die plattenförmigen Gabelfortsätze an, fingerartig zu werden. Von 1045 angefangen bis 1050 bis 1055 und weiter bis 1080 nimmt die Zahl der Borsten gradatim ab, bis sie bei 1080 auf 2—2 reduziert ist, deren eine oft verkümmert ist, sowie auch der sie tragende Gabelfortsatz.

Bei noch dichterer Lösung verkümmert der fingerförmige Fortsatz noch mehr und erhebt sich aus ihm nur je eine stachelförmige Borste. Es liegt eine andre Form der Systematik, var. *Milhausenii*, vor uns.

Bei den in einer Lösung von 1142 lebenden Tieren sind in großer Zahl schon solche Exemplare vorhanden, welche von den je einen Stachel führenden darin abweichen, daß der eine oder der andre Stachel samt dem Stumpf des Gabelfortsatzes sich gar nicht entwickelt. Es kommen auch solche vor, die weder einen Gabelfortsatz noch Borsten besitzen, diese neue Form ist die den Gabelfortsatz entbehrende var. *Köppeniana*.

Aus den Nachkommen ein und derselben Zucht habe ich eine ganze Schar von Formen gefunden, welche älteren Arten und noch neueren Varietäten entsprechen.

Im Wege der Konzentration verändern sich auch die von Schmankewitsch und Artom detailliert untersuchten Kiemenblätter. Auch der Wuchs verändert sich, mit dessen Verhältnissen

wir uns noch besonders beschäftigen werden. SCHMANKEWITSCH hatte somit recht, er hat aber das Wesen der Sache mit der Äußerlichkeit verwechselt. Nicht die *Artemia salina* hat sich in eine andre Art verwandelt, sondern die Form der Art wurde durch die Umgebung gezwungen, eine andre Gestalt anzunehmen. Es kann als Polymorphismus angesehen werden, wenn ein oder das andre Zeichen aus bekannten oder unbekannten Gründen konsequent sich verändert entwickelt.

XII. Variationsreihe und die Rolle der Neotenie hierbei.

Was den Gabelfortsatz und die Variation der Zahl der auf ihm befindlichen Borsten anlangt, so habe ich schon gelegentlich der ersten vergleichenden Untersuchung festgestellt, daß ich eine gewisse in einheitlicher Richtung stattfindende Variation vor mir habe, welche mit der Dichtigkeit des Wassers einen gewissen beständigen Zusammenhang zeigt. Daß nicht die chemische Zusammensetzung des Salzes — in den bisherigen vorwiegend NaCl — der die Reaktion auslösende Faktor ist, sondern die Dichtigkeit der Lösung, konnte ich mit Salzlösungen von $MgSO_4$ und $CaCl_2$ gewonnenen Daten bald konstatieren. Wahrscheinlich wirken die Isotonie, die Isoviscosis und das gleiche specifische Gewicht zusammen zum Hervorbringen gleichartiger Resultate. Darauf muß ich noch besonders zurückkommen, hier kann ich nur auf den die Entwicklung hindernden Einfluß des Grades der Konzentration hinweisen (BRAUER 28).

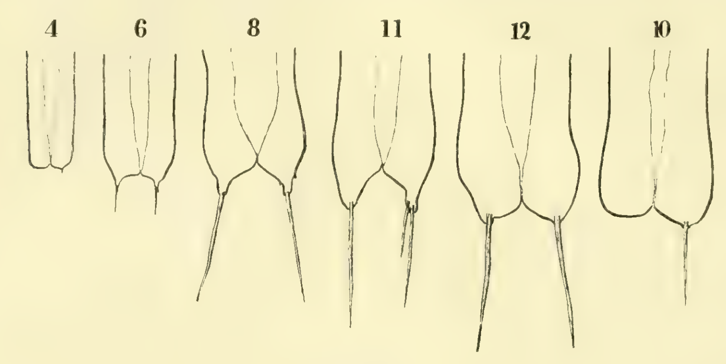
Diese Variationsreihe, welche in ihrer Vollständigkeit auf in gleicher Temperatur, von demselben Orte, von gleichen Eltern in verschieden konzentrierten Lösungen gezüchteten Nachkommen stammen, besteht aus solchen Formenzeichen, deren Individuen im Gange ihrer Entwicklung mit gradatim auftretenden Zeichen auffallen.

Wenn wir vom Salzwasser aufwärts die Varietäten *principalis*, *arietina*, *Milhausenii* und *Köppeniana* als Formgruppen beibehalten, so müssen wir, wenn wir die Differenzierung des Gabelfortsatzes und die Zunahme der Borstenzahl in Betracht ziehen, umgekehrt von der *Köppeniana*-Form ausgehen, um die Einheitlichkeit der Entwicklungsreihe zu verstehen.

Wenn wir die Zucht der einzelnen Formen, mit Rücksicht auf die Entwicklung des Endes des Abdomens, bzw. des Gabelfortsatzes, der Reihe nach untersuchen, so kommen wir sogleich darauf, daß in der Zucht der *Köppeniana*, sowohl bei jungen als entwickelten Individuen, von den Naupliusen aufwärts, keine einzige Entwick-

lungsform einen Gabelfortsatz besitzt, alle haben ein abgerundetes Ende des Abdomens.

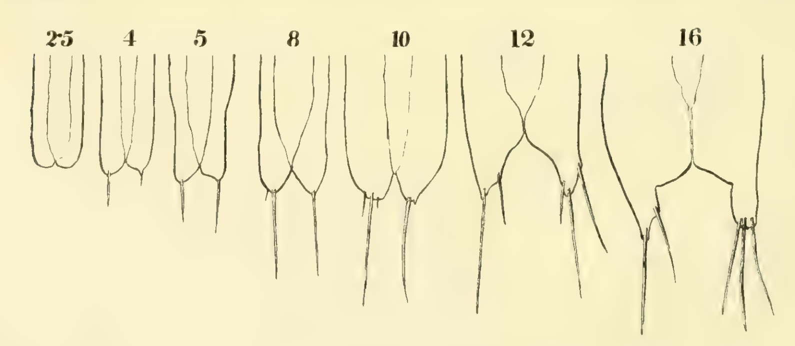
In der Zucht der *Milhausenii* (Fig. 7) zeigen sich die Naupliuse, auch die Postnaupliuse mit abgerundetem Hinterleibende, auch unter



Textfig. 7.

Die Entwicklung des Gabelfortsatzes und der Borsten in einer Lösung von 1142 spec. Gewicht. Die Zahlen zeigen die Länge der gezeichneten Artemien in mm. Vergr. etwa 50 ×.

den halb ausgewachsenen gibt es noch solche ohne Borsten. Bald wächst eine oder andre Borste heraus, welche bei geschlechtsreifen Tieren stachelförmig sich entwickeln und auf einem sich erhebenden Hügelchen, welches man für den Beginn des Gabelfortsatzes halten



Textfig. 8.

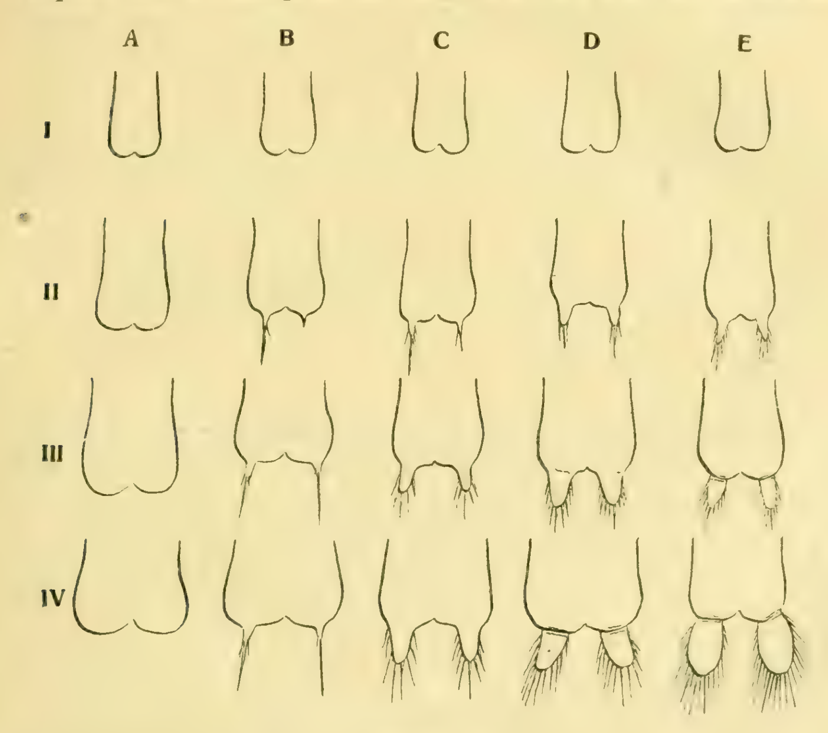
Die Entwicklung des Gabelfortsatzes. Gang der Entwicklung in einer Lösung von $MgSO_4$ von 1045 specifischem Gewicht. Die Zahlen zeigen die Länge des Tieres in mm. Vergr. etwa 20 ×.

kann, sitzen. Es gibt daher eine Jugend- oder Larvenform der *Köppeniana*-Form, und diese wird von der definitiven *Milhausenii*-Form, mit einem fingerartigen Fulcrum und stachelförmiger Borste, abgelöst.

Bei der *arietina*-Form (Fig. 8) finden wir junge *Köppeniana*,

Milhausenii mittleren Alters und vollständig geschlechtsreife *arietina*-Formen, bei welchen ein plattenförmig verbreiteter Gabelfortsatz mit vielen randständigen Borsten vorhanden ist. Dieser Gabelfortsatz ist vom letzten Gliede des Abdomens nicht abgegliedert.

Bei der *principalis*-Form wiederholen sich im Laufe der individuellen Entwicklung in der Reihe die vorangehenden Formen. Der Nauplius und Postnauplius mit abgerundetem Ende des Abdomens



Textfig. 9.

Skizze der Entwicklung des Abdomenendes bei der Gattung *Artemia* und ihre Formen. *I*, Nauplius; *II*, erster Grad der Entwicklung; *III*, zweiter Grad der Entwicklung; *IV*, Zustand der Geschlechtsreife. Reihe *A*, *Forma Köppeniana*; Reihe *B*, *Forma Milhausenii*; Reihe *C*, *Forma arietina*; Reihe *D*, *principalis*: Reihe *E*, *Forma Jelskii*.

ist der *Köppeniana*-Typus. Bei der folgenden Entwicklungsform wächst am Ende des Abdomens je eine Borste hervor, welche von einem pyramidenförmig sich erhebenden primitiven Gabelfortsatz getragen wird, es ist dies die Entwicklungsform der *Milhausenii*, neben dessen Hauptborste seitwärts Nebenborsten hervorsprießen. Durch die Entwicklung dieser Nebenborsten in großer Zahl wird der Gabelfortsatz plattenförmig gespannt, da haben wir die *arietina*-Form

vor uns. Infolge des großen Flächenwachstums erhält der Gabelfortsatz vom letzten Abdomenabschnitt Muskelelemente, welche den Gabelfortsatz als Ruderapparat bewegen, die andauernde Muskeltätigkeit bringt die Gliederung des Gabelfortsatzes hervor. Wir haben dann die *principalis*-Form vor uns, welcher Typus auch für die in Brackwasser (halbsalzigem Wasser) lebende *Artemia Jelskii* charakteristisch ist.

Was die Entwicklung der Gabelfortsätze und hierauf bauend, die aus der individuellen Entwicklung zu schließende Differenzierung anlangt, können wir mit Recht voraussetzen, daß die Stammform der *Artemia salina* die *principalis*-Form ist, welche, was ihren Gabelfortsatz anlangt, mit den Branchipusen übereinstimmt, während die *arietina*-, *Milhausenii*- und *Köppeniana*-Formen je nach der Konzentration der dichten Salzlösung entsprechende fallweise Modifikationen sind, welche in den verschieden bewerteten Stadien der Entwicklung stehen geblieben, geschlechtsreif wurden, und so als auf den verschiedenen Stufen befindliche Neotenie betrachtet werden können (Fig. 9).

XIII. Darstellung der Konstanten der Variationen mit Kurve.

Schon Schmankewitsch (92), dann Samter und Heymons (87), sowie Artom (8) haben zum Zwecke der genauen Vergleichung der in verschieden dichtem Salzwasser lebenden *Artemia*-Formen die Entwicklung der Gabelfortsätze, deren absolute und relative Größe, die Form der Kiemen, die relative Größe des Körpers zum Gegenstand systematischer Untersuchung gemacht. Auf das letztere will ich besonders hinweisen, weil sie als Artunterscheidungsmerkmal angesehen wird. Außer den Daten der oben genannten Forscher habe ich zur Beurteilung letzteren Verhältnisses in v. Dadays Monographie »Phyllopoda anostraca« eine wertvolle Reihe von Messungen gefunden, welche mir zur Kontrolle des Wertes meiner Daten behilflich waren.

Auf Grund der vorangegangenen Beobachtungen habe ich in der Bewertung der Formveränderungen, zur Feststellung der Richtung der Variation den Grad der Entwicklung des Gabelfortsatzes benutzt. Dennoch halte ich zum Zwecke der Beurteilung des Wesens der Variationen nicht dieses, sondern die Eigentümlichkeit des relativen Verhältnisses zwischen Abdomen und Stamm für wichtiger. Deshalb habe ich dies genauer durchgenommen, mit welchem, wie wir sehen werden, die andern Zeichen funktionsartig sich anschließen.

Diese Zeichen, welche für die einzelnen Formen charakteristisch sind, entstehen in Wirklichkeit aus der Veränderung der Grundgestalt und können deshalb nur als von sekundärem Wert betrachtet werden.

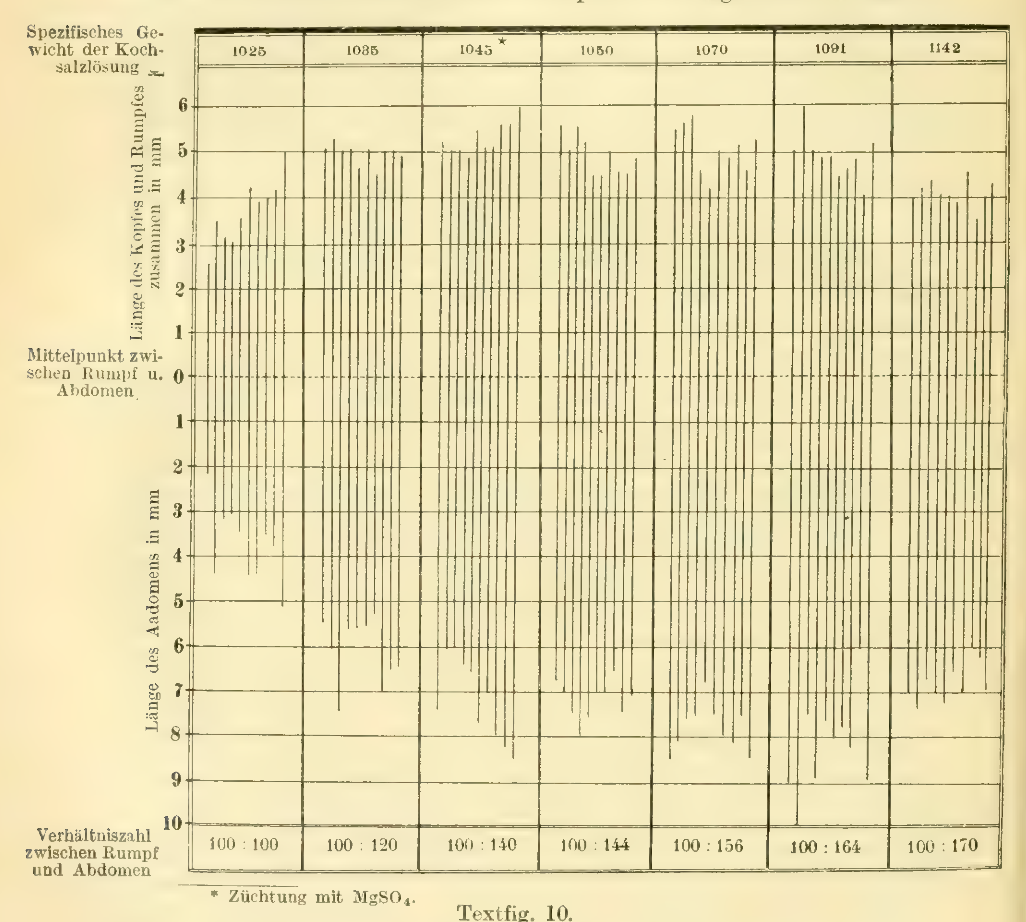
Ich habe auf Grund der Erfahrung, daß die Artemien getötet, auch bei der größten Vorsicht, ihre Form verändern (je nach der Konzentration der Züchtungslösung quellen sie einmal auf, das andere Mal schrumpfen sie), die Messung derselben in lebendem Zustande durchgeführt. Sie hat große Schwierigkeiten, weshalb ich an den Momentphotographien der Tiere die Messungen ausgeführt habe. Behufs Aufnahme habe ich die Artemien in eine Glasküvette gebracht, zwischen deren Wand und einem flachen Uhrglas zusammengehalten, mit zweimaliger Vergrößerung mittels Bogenlampe durchleuchtet, $^1/_{100}$ Sek. ausgesetzt. Das flache Uhrglas hat dazu gedient, die Tiere in ihrer Bewegung zu behindern, damit sie in ihrer ganzen Länge im Bilde erscheinen.

Die Vergleichung der Lichtbilder, bzw. ihre Zusammenstellung in der Reihe ließ auf den ersten Blick den graduellen Übergang von Salzwasser geringer Dichtigkeit in solches von hoher Konzentration wahrnehmen (Taf. II). Behufs Feststellung des den Übergang indizierenden Maßes habe ich die Messungen so vorgenommen, daß ich den vorderen Rand des zwischen Stamm und Abdomen liegenden Eisackes als Mittellinie annahm (Taf. I, Fig. *Ex*). Der vor dieser Linie befindliche Teil gilt als Kopf- und Stammteil, der hintere Teil als das Maß des Abdomens.

Um die Linie der Veränderungen auffälliger zu machen, habe ich das Maß der Lichtbilder fünfmal vergrößert (somit in zehnmaliger Vergrößerung) aufgetragen, und zwar das Maß von je zehn Individuen mit Bezeichnung der Salzkonzentration auf eine besondere Linie, und damit ich den Überblick vereinheitliche, habe ich die Grenzlinie zwischen Stamm und Abdomen mit *O* bezeichnet (Fig. 10). Es ist auf den ersten Blick wahrnehmbar, daß die Reihe des relativen Maßverhältnisses des vorderen und hinteren Körperteils nach einer bestimmten Tendenz gleichmäßig fortschreitet. Vom Optimum der Zucht — welches übrigens auch von der sehr guten Entwicklung der in etwa 1050 spec. Gewicht Lösung gezüchteten Artemien wahrgenommen werden kann — gegen die verdünntere Lösung hin, sowie gegen die höhere Konzentration ist ein allmähliches Abnehmen der Maße zu sehen. Während der auf den Oberleib bezughabende Wert in beiden Richtungen gleichmäßig abnimmt, zeigt das Maß des Hinterleibes in der Richtung gegen die geringe Konzentration eine rasche

Abnahme, gegen die höhere Konzentration hin zeigt sich anfangs eine Vergrößerung und nur weiterhin eine Verminderung. Dieses Verhältnis zeigt sich deutlicher, wenn wir mit Mittelwerten rechnen.

Wir können diese Formveränderungen sehr auffällig darstellen, wenn wir den auf den vorderen Körperteil bezughabenden Faktor



* Züchtung mit $MgSO_4$.

Textfig. 10.

Maßreihe der im Laboratorium gezüchteten *Artemia salina* L. in 10maliger Vergrößerung. (Original auf $^2/_3$ verkleinert.)

mit 100 annehmen und in demselben Maße auch den Hinterleib größer berechnen. Wir kekommen dann, der höheren Konzentration entsprechend, höhere Verhältniszahlen. Während bei 1025 spec. Gewicht solche Artemien leben, deren Verhältniszahl 100 : 100 ist (d. h. der Vorderleib gleich dem Hinterleib), zeigt sich bei der konzentriertesten Lösung, bei 1142 spec. Gewicht, 100 : 170 (der Hinterleib ist $1^3/_4$ mal

so lang als der Vorderleib, s. Taf. II). Für die Kochsalzlösungen habe ich folgende charakteristische Zahlen bekommen:

Spec. Gew.	1018	1025	1035	1050	1070	1091	1142
I.	100:91	100:104	100:120	100:144	100:156	100:164	100:170
II.	— —	100:100[1]	— —	— —	100:154[2]	— —	— —

Diese Reihe zeigt kein solches Bild, aus welchem man auf die Qualität der Veränderung schließen könnte. Es ist aus ihr nicht zu entnehmen, ob die Veränderung sprungweise oder regelmäßig kontinuierlich ist, weil die Konzentration der einzelnen Lösungen nicht kontinuierlich und gleichmäßig steigend ist. Ich mußte daher aus den mir zur Verfügung stehenden Daten in andrer Weise feststellen — soweit dies möglich war —, welchen gegenseitigen Wert die durch diese Verhältniszahlen zum Ausdruck gebrachten Veränderungen darstellen. Daß ich kontinuierlich und gleichmäßig fallenden, bzw. steigenden Wert besitzende Veränderungen erhalten werde, habe ich deshalb vermutet, weil in den Zahlen der einander nahestehenden Züchtungen nirgends eine Sprungmäßigkeit zum Ausdruck kommt.

Anfangs hätte mich wohl eine sprungweise Veränderung nicht überrascht, denn ARTOM (8) setzt sprungweise Variation in einer seiner Arbeiten voraus, wenn auch auf Grund in freier Natur gesammelter Exemplare. Die Ursache dieser sprungweise scheinenden Variation glaube ich nur so erklären zu können — da sie mit meinen Daten nicht in Einklang zu bringen sind —, daß die zeitweilige Änderung der Konzentration der im Freien befindlichen Salzlösungen unserer Aufmerksamkeit entgeht. Das Salzwasser der freien Natur kann, während die *Artemia* ihr 2—3 Monate dauerndes Leben beschließt, sich gründlich verändern. Da die entwickelte *Artemia* keine Formveränderung mehr erleidet, kann es vorkommen, was auch BEHNING (22) beobachtet hat, daß er in bis an die Grenze der Kristallisation konzentrierten Salztümpeln »*principalis*-Formen« sammeln konnte. Das Vorkommen verschiedener, wenn auch einander nahestehender Formen zur selben Zeit in den natürlichen Verhältnissen kann nur durch rasche Änderung der Konzentration erklärt werden.

In den stets mit gleich konzentrierten Lösungen vorgenommenen Laboratoriumzüchtungen habe ich immer gleichgeformte Artemien beobachtet. Scheinbare Sprünge zeigen in großer Entfernung befindliche Daten. Gegen eine sprungweise Veränderung spricht die

[1] Noch nicht ganz geschlechtsreif.

[2] Exemplare aus Portorose (Pirano).

gleichmäßige Veränderung der Zahl der Borsten, welche mit dem Grad der Entwicklung des Gabelfortsatzes in Verbindung steht.

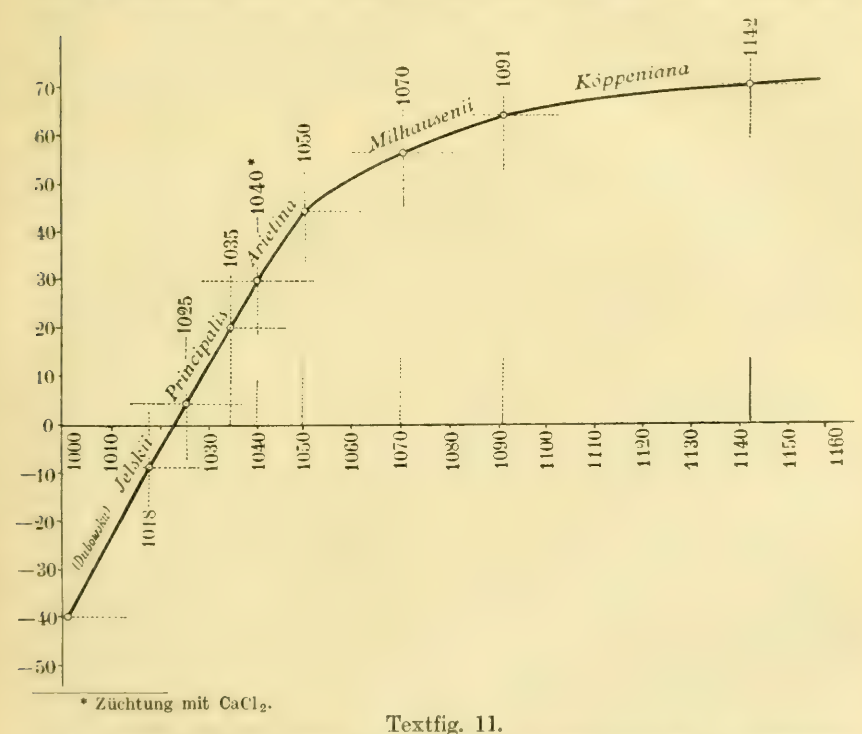
Damit ich die aus meinen Lösungen gewonnenen Resultate miteinander vergleichbarer mache, habe ich die percentuellen Verhältniszahlen beibehalten, die das specifische Gewicht der Lösungen indizierenden Zahlen habe ich auf eine gerade Linie aufgetragen, so nebeneinander gesetzt, daß dies die faktischen Verhältnisse sichtbar mache.

Ich habe auf eine wagerechte Linie, welche mit einheitlicher Einteilung versehen war, als Anfangspunkt das süße Wasser mit seiner specifischen Gewichtsnummer 1000 (annäherungsweise bezeichnend) aufgetragen, von diesem rechts habe ich, als Einheiten 1010, 1020, 1030 und so weiter, die wachsenden specifischen Gewichte der Salzwässer in geraden Reihen aufgetragen. Auf die Punkte, welche meinen Züchtungen entsprechend waren, habe ich Senkrechte gezogen und die positiven Abweichungen der Werte von 100 oberhalb, die negativen unterhalb dieser Linie aufgetragen.

Auf die Werte, ob sie größer oder kleiner sind als 100, lege ich deshalb ein großes Gewicht, weil bei der Gattung *Artemia* bis jetzt als Hauptmerkmal der Satz galt: daß das Abdomen länger als der Körper ist; im Gegenteil war das Grundmerkmal der Gattung *Callaonella*, daß das Abdomen kürzer als der Körper ist (vgl. Taf. II, Fig. *A* u. *E*). Wenn wir den Namen *Callaonella* als eigenen Typ beibehalten, so fällt die Grenzlinie zwischen die Typen *Artemia* und *Callaonella* auf jenen Punkt, wo das Abdomen und der Körper mit derselben Länge bezeichnet sind, wo bei meiner Nummerserie 100 : 100 steht. Wenn wir ein Koordinatasystem aufstellen, so daß wir die Verhältniszahlen zu 100 gleichmäßig um 100 verkleinern, was soviel bedeutet, daß wir diese wagerechte Linie um 100 Einheiten höher ziehen, so wird die Grenznummer zwischen *Artemia* und *Callaonella* in die Abscisse fallen, d. h. ihr Wert wird 0.

Jene Werte, deren Nenner mit kleineren Zahlen als 100 bezeichnet waren, kommen unter die 0-Linie, die andern, welche in ihrem Nenner eine größere Zahl als 100 hatten, kommen mit ihrem Unterschiede von 100 über die 0-Linie. Die Schnittpunkte mit den entsprechenden specifischen Gewichtspunkten der Salzlösungen, aufgetragenen Linien, geben die Ordinaten. Die Verbindung dieser Schnittpunkte, der zusammengehörenden Abscissen und Ordinaten gibt eine eigentümliche Kurve, auf welche in der Reihe sämtliche *Artemia*-Arten und -Varietäten in natürlichem Zusammenhang auftragbar sind (Fig. 11).

Ich halte es für angezeigt, zu bemerken, daß ich die *Artemia Jelskii* nach den Daten Grochowskys so eingestellt habe, als ob sie in spec. Gewicht 1000, d. h. in ganz reinem Wasser leben würde. Natürlich lebt auch diese nicht in destilliertem Wasser, sondern in solchem süßen Wasser, in welchem ein minimaler Salzgehalt unbedingt vorhanden ist. In diesem Falle schneidet die Kurve die erste Senkrechte niemals, sondern, weil auch die Artemien keine unendliche Variationskurve besitzen, endet die Kurve irgendwo zwischen 1000 und 1010



* Züchtung mit $CaCl_2$.

Textfig. 11.

Die Kurve, welche aus der specifischen Gewichtzahl der Zuchtlösungen und aus den entsprechenden Verhältniszahlen zwischen Rumpf- und Abdomenlänge der dazu gehörenden Artemien konstruierbar ist, mit der Auftragung der gegenwärtigen *Artemia*-Formen.

unter der Linie 0 etwa in der Höhe 40. Auch das Köppenianische Ende der Kurve hört dort auf, wo die Konzentration schon so groß ist, daß mit dem Beginn der Kristallisation des Salzes für sie die Lebensbedingungen aufhören.

Auf diesen Kurven sind sämtliche gegenwärtige *Artemia*-Formen in der Reihe unterzubringen; auch die benachbarten Formen und deren Grenzformen sind feststellbar. Das Wesen der Ordnung ändert sich auch dann nicht, wenn wir anstatt der auf den Kurven aufge-

tragenen DADAYschen Namen die SCHMANKEWITSCHschen Namen auftragen. Es wird dann anstatt der Namen *Jelskii, principalis, arietina, Milhausenii* und *Köppeniana Jelskii Artemia salina* var. *b*, var. *a*, *typica*, *Mülhausenii* var. 1 und var. 2 kommen. Wir können auch die von ENTZ (49) bestimmten zwei *Artemia*-Haupttypen mit Recht aufrecht erhalten, welche die Formen der Kurve von der Mitte rechts und links verbinden. So können die Formen *Jelskii*, *principalis* und *arietina* als in dünnen Lösungen lebende Formen in dem »Furcata«-Typus zusammengefaßt werden; hingegen sind die Formen, welche in konzentrierten Lösungen leben, wie die höheren Formen der *arietina*, die *Milhausenii* und *Köppeniana*, mit dem Namen »*biloba*« benennbar.

Es folgt aus der Darstellbarung mittels Kurve auch, daß die einzelnen Formenkreise nur in großer Allgemeinheit bezeichenbar sind, weil der Übergang zwischen den Formen ununterbrochen ist. Mit diesen ununterbrochenen Übergängen ist auch jene Tatsache in Zusammenhang, daß DADAY (43) innerhalb der einzelnen Formenkreise (Varietäten) sogenannte innere Variationen feststellen konnte.

XIV. Die Eigenschaften der NaCl-Variantenkurve (Fig. 11) und die Bezeichnungsweise der dazu gehörenden Artemiaformen.

Die vorher verhandelte Kurve, die *Artemia*-Variationsreihe, bezieht sich auf solche Lösungen, in welchen vorwiegend NaCl vorhanden war. Dieses hebe ich deshalb hervor, weil man auch aus den Daten der schon erwähnten in $CaCl_2$- und $MgSO_4$-Lösungen gemachten Züchtungen eine solche Kurve konstruieren kann. Mit dem relativen Werte dieser werden wir uns noch weiterhin beschäftigen.

Die Variation der *Artemia*-Gattung zwischen solchen breiten Grenzen bedeutet unter allen Umständen so viel, daß die Form je nach der Eigenschaft der Lösung für sich einen Gleichgewichtszustand sichert. Es wäre jede *Artemia*-Form am richtigsten so zu bezeichnen, daß in der Bezeichnung auch der Konzentrationsgrad zum Ausdrucke käme, was man mit der specifischen Gewichtsnummer oder mit der diese substituierenden Verhältniszahl zwischen Rumpf und Abdomen zum Ausdruck bringen könnte. So könnte man anstatt in dem süßenhalbsalzigen Wasser lebenden *Artemia* (*Callaonella*) *Jelskii*: *Artemia* 1000—1010 oder *Artemia* 100/60 schreiben; anstatt *principalis* bei meinen Züchtungen *Artemia* 1018 (NaCl) —1025 (NaCl), oder *Artemia* $\frac{100}{100}$, anstatt *arietina*: *Artemia* 1035—1050 (NaCl), oder *Artemia*

$\frac{100}{120} - \frac{100}{144}$, und so weiter. Man könnte auch für die Artemien aus $CaCl_2$ und $MgSO_4$ diese Bezeichnung beibehalten. *Artemia* 1020 ($CaCl_2$) und *Artemia* 1040 ($CaCl_2$). Bei den Bittersalzlösungen: *Artemia* 1045 ($MgSO_4$) und *Artemia* 1125 ($MgSO_4$) oder bei letzteren mit der Bezeichnung *Artemia* $\frac{100}{140}$ und *Artemia* $\frac{100}{168}$.

Bezüglich der Kurve wissen wir in jedem einzelnen Falle, auf welchen Platz des Koordinatensystems die in Frage stehende Form gehört, wenn wir den Konzentrationsgrad der Züchtung oder die Verhältniszahl zwischen Körper und Abdomen kennen. Wir können auf Grund dieser Kurve schon vorher sagen, wohin, z. B. bei einer NaCl-Lösung, welche eine Konzentration 1080 hat, die in dieser Lösung sich fortpflanzenden Aitemien in dem Koordinatensystem gehören. Aber wir werden auch mit andern Tatsachen bekannt, wir werden auch wissen, daß die Kiemenblätter, die Gabelfortsätze, die allgemeine Körpergestalt und die Lebensweise mit jenen Formen übereinstimmen, welche — in diesem angenommenen Falle — man unter dem Namen var. *Milhausenii* in der Systematik kennt.

Wir können auch in solchen Fällen den richtigen Umstand feststellen, daß, wenn wir in der Natur in sehr stark konzentriertem Salzwasser z. B. die »*principalis*«-Formen sammelten, es klar sein wird, daß diese Formen sich zu einer Zeit entwickelt haben, als das Wasser noch ganz dünn war, und daß erst nach der vollen Entwicklung das Salzwasser schnell sich verdichtet hat. Der von BEHNING (22) erwähnte Fall gehört auch hierher. Er hat nämlich, wie er erwähnt, im Sommer *Artemia salina* var. *principalis* in solchen stark salzigen kleinen Tümpeln gesammelt, welche im Frühjahr alle wegen der reichen Frühjahrsniederschläge noch zusammenhängend waren, und in welchen, trotz der mittlerweile eingetretenen Konzentration, die in der früher dünnen Lösung sich entwickelt habenden *Artemia principalis*-Formen wimmelten.

Die zickzackigen Graphicone in der Arbeit ARTOMS (8) beruhen wahrscheinlich darauf, daß er die in der Natur gesammelten Tiere nur mit der zur Sammlungszeit vorhandenen Konzentration des Salzwassers in Zusammenhang brachte, d. h., bei ARTOMS Beobachtungen sind die Veränderungen der Konzentration während der Entwicklung nicht berücksichtigt, nur die Konzentration im Momente des Sammelns.

Es wäre schwer, die Resultate, welche im Laboratorium sich

ergeben, in jedem einzelnen Falle mit den natürlichen Bedingungen in Übereinstimmung zu bringen. Im Laboratorium ist es sehr leicht, den Konzentrationsgrad nach Belieben zu wählen und diesen auch jahrelang zu erhalten. In der Natur sind keine solchen vollständig günstigen Bedingungen vorhanden wie bei Experimenten, weil dort die Konzentration der Salzteiche und der Salinen nicht nur von einem Tag auf den andern sich ändert, sondern auch nach Schichten der Lösung, in welchen auch die Temperatur verschieden sein kann. Wir wissen auch das, daß die Artemien phototaktische Tiere sind (Steuer 104, Bujor 34), bei starkem Lichte im negativen, bei schwachem im positiven Sinne, ebenso wie im allgemeinen auch die andern *Branchipus*-Formen (Abonyi 1) und fast jeder Planktonorganismus.

Aus den Eiern der Artemien — wenn sie nicht eben vivipar sind — schlüpfen an der Oberfläche des Wassers die Nauplien aus, aber auch nur dann, wenn die Konzentration des Salzwassers nicht zu hoch ist (Ostroumoff 81, Breckner 30). Die jungen Nauplien schwimmen gegen das Licht, bald werden sie negativ heliotropisch, und schwimmen so weit hinunter, bis ihr eigenes specifisches Gewicht (sie sind fast immer leichter als die Zuchtlösung) und ihr Energievorrat dieses ermöglichen. Bis sie ausgewachsen sind, hat sich die ursprüngliche Umgebung schon verändert. Doch jene Tatsache, daß ein Entwicklungsdurchschnitt existiert, zeigt, daß der Organismus während der individuellen Entwicklung nach einem Mittelzustand strebt, welchen er durch Generationen aufrecht zu erhalten trachtet.

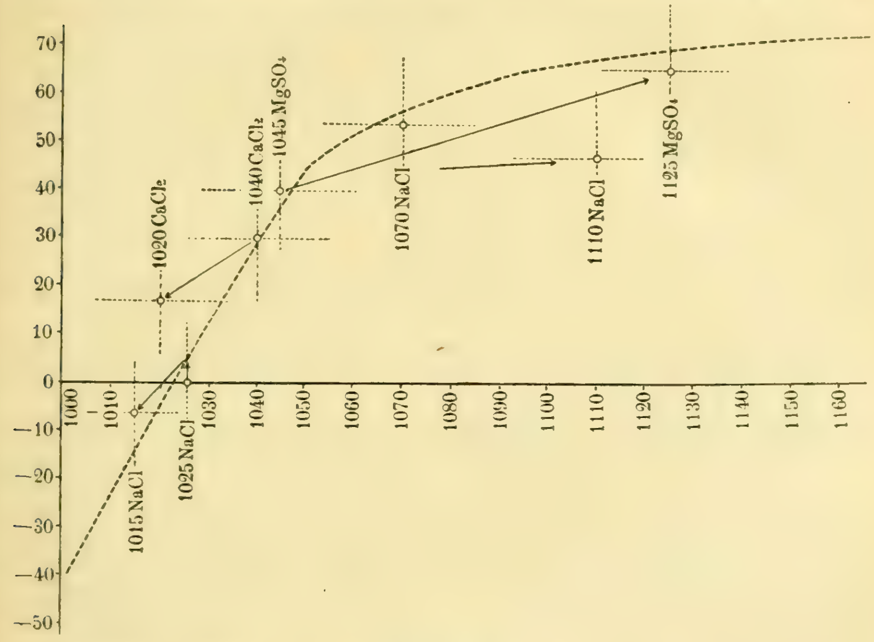
Wir können mit Inanspruchnahme der Kurve — das Obige berücksichtigend — über die in der freien Natur gesammelten Artemien eine Aufklärung erhalten, wir können nämlich aus der gesammelten Form und aus deren Verhältniszahl die mittleren Einwirkungen bestimmen, durch welche die in Frage stehende Form sich entwickeln konnte.

XV. Experimentale Daten der beständigen und veränderten Konzentrationen der neutralen Salzlösungen mit bezug auf die NaCl-Kurve.

Wir wissen schon nach den Angaben Ostroumoffs (81) und Breckners (30), daß die Eier der Artemien außer in den NaCl-Lösungen auch in andren Salzlösungen sich entwickeln und in einigen die Nauplien sich noch weiter zu entwickeln beginnen. Nach diesen Daten hoffte ich, daß es mir gelingen würde, in einer oder andern Salzlösung Artemien nicht nur bis zur Geschlechtsreife zu erziehen, sondern

auch zu weiterer Fortpflanzung zu bringen, um einen Vergleich mit der in NaCl-Lösung betriebenen Züchtungen anzustellen.

Außer den NaCl-Zuchtlösungen habe ich mit verschiedenen Konzentrationen der Salzlösungen von Na_2SO_4, K_2SO_4, $MgCl_2$, $MgSO_4$, $CaCl_2$ Versuche gemacht. Zu jeder Lösung habe ich etwa 1% Meersalz gegeben, damit ein Fehlen eines oder des andern Salzes die Entwicklung nicht hemme. Mit der Einvölkerung habe ich 4



Textfig. 12.

Die charakteristischen Daten im Verhältnis zur NaCl-Kurve der *Artemia*, nach Veränderung der Konzentration in NaCl. $CaCl_2$- und $MgSO_4$-Lösungen. Die Pfeile zeigen die Richtung der Änderungen an.

bis 5 Tage gewartet, bis aus dem wenigen Schlamm, welchen ich einlegte, die Algen und Protozoen als Nahrung sich vermehren konnten.

Aus den oben erwähnten Lösungen konnte ich tadellose Züchtungen nur mit der $CaCl_2$ und mit $MgSO_4$ erzielen (Taf. III).

Ich besitze sehr widerstandsfähige Züchtungen in $MgSO_4$-Lösungen, deren Daten mir jetzt jedoch nur zum Teil zur Verfügung stehen.

Es hat mich sehr interessiert, ob in diesen Züchtungen die Artemien gleichwertige Verhältniszahlen geben, als in der NaCl-Lösung entsprechenden Konzentrationsgrades.

Als Basis der Vergleichung habe ich die Resultate der schon früher behandelten Kurve benutzt. Nach Konstatierung der entsprechenden Ordinaten und Abscissen habe ich gefunden, daß die charakteristischen Punkte der 1040 $CaCl_2$-, der 1045 $MgSO_4$- und der 1125 $MgSO_4$-Züchtungen auf die entsprechende Stelle der Kurve fast zusammen oder sehr nahe fallen (Fig. 12).

Diese Resultate zeigen, daß auch in andern als NaCl-Salzlösungen bei der Formgestaltung der Artemien gleiche Faktoren wirksam sind.

Wahrscheinlich spielen hierbei nicht nur das specifische Gewicht, sondern auch die Molekularkonzentration und die innerliche Reibung der Flüssigkeiten (Viscosis) eine Rolle. Ob und in welchem Maße diese Faktoren die Formgestaltung beeinflussen, habe ich bis jetzt nicht untersucht. Ich halte es jedoch für wahrscheinlich, daß die Abweichungen von der originalen Kurve auf die Außerachtlassung dieser Einflüsse zurückzuführen sind.

Um zu erforschen, ob die Konzentrationsänderung bei diesen Flüssigkeiten sich den NaCl-Lösungen ähnlich verhält, bin ich so vorgegangen, daß ich die Resultate jener mit dem in veränderter Konzentration der NaCl-Lösungen entstandenen verglich. Schon Schmankewitsch (92, 96) bemerkte, daß kleine Veränderungen auch bei geringen Konzentrationsänderungen innerhalb einiger Tage bemerkbar sind. Aber die minimalen Veränderungen, welche an ausgewachsenen Exemplaren zum Vorschein kommen, sind kaum so wichtig für die Beurteilung der Formveränderungen als jene, welche bei nach einander kommenden Generationen sich darbieten. Im Verlaufe von zwei Monaten hat sich in einer von 1050 auf 1110 eingedichteten Lösung das Verhältnis des Stammes zum Abdomen der Artemien von 100 : 144 auf 100 : 147 gehoben. Während derselben Zeit ist bei einer verdünnten Lösung von 1025 bis 1015 diese Zahl von 100 : 104 auf 100 : 96 gesunken (s. Taf. III).

Die Veränderungen in den $CaCl_2$- und den $MgSO_4$-Lösungen zeigen ähnliche Resultate wie die vorigen. Bei einer von 1040 $CaCl_2$ auf 1020 verdünnten Lösung ist die Verhältniszahl von 100 : 130 auf 100 : 117 gefallen. Bei der Erhöhung der Konzentration $MgSO_4$ von 1045 auf 1125 hat sich die Verhältniszahl von 100 : 140 auf 100: 168 gehoben.

Aus diesen Resultaten darf ich so viel folgern, daß wahrscheinlich nicht nur bei reinen, sondern auch gemischten Lösungen ähnliche Resultate sich ergeben dürften.

XVI. Von dem wirklichen Wert der Gattung Artemia.

SCHLOSSERS (88) Salinenkrebschen hat sich allmählich zu einem Heer von Arten vermehrt. Zu Ende des vorigen Jahrhunderts war die Gattung *Artemia* mit mehr als 20 Arten vertreten, welche Arten v. DADAY (43) nach sorgfältiger Untersuchung und Sichtung in zwei Arten, *Artemia Jelskii* und *Artemia salina* genannt, zusammengezogen und die letztgenannte Art in vier Varietäten eingeteilt hat.

Aus meinen Untersuchungen ist ersichtlich, daß diese Artzusammenziehung vollkommen gerechtfertigt war. Schon der Umstand, daß unter den von demselben Fundorte stammenden *Artemia*-Formen sämtliche oder die meisten Varietäten zu finden sind, wie dies bei den meisten natürlichen Fundorten der Fall war (s. den auf die Verbreitung bezüglichen Teil), spricht dafür, daß diese Formen enge zusammengehören.

Daraus, daß es mir durch meine Züchtungen gelungen ist, die fortschreitende Formenreihe der Gattung *Artemia* festzustellen, folgt, daß die früheren Artemien, sie mögen als »Art« oder auch »Varietät« genannt sein, mit dieser Bezeichnung nur so aufrecht erhalten werden können, wenn wir in diesem Falle den Begriff von Varietät und Art nicht in biologischer, sondern nur in systematischer Hinsicht ins Auge fassen. Meinen Untersuchungen entgegen sind die Pfleger der Systematik in vollem Rechte. Die Gattung *Artemia* besitzt gut charakterisierbare stabile Formen in der Natur, denn in den durch die jahreszeitlichen Niederschläge mehr oder weniger beeinflußten Salzseen, ferner in der fortwährend sich ändernden Konzentration der Salinen, besteht doch eine gewisse Regelmäßigkeit, infolge welcher eine gewisse Summierung der Einwirkungen resultiert, wodurch dann ein mittlerer Wert ausgelöst wird. Die Generationen der *Artemia* entwickeln sich diesem mittleren Werte entsprechend, so daß jeder bestimmte Salzsee oder Saline dem sammelnden Systematiker bestimmte Formen darreicht. Das heißt, für diesen Ort kann die betreffende *Artemia*-Form bei dauernden Verhältnissen als stabil betrachtet werden. Es tritt eben nicht zutage, daß unter andern Verhältnissen die Form sich anders gestaltet hätte, weshalb in diesem Falle, aber auch in andern ähnlichen Fällen, ich jenen Fehler der Systematik, daß sie die Gattung *Artemia* mit einer so großen Zahl von Arten figurieren ließ, natürlich finde. BATESON hatte Recht (ich zitiere nach STEUER), als er behauptet hat, daß es so viele *Artemia*-Rassen gibt als Fundorte. Die Ursache hiervon ist nicht die *Artemia*, sondern

der Umstand, daß unter sämtlichen Fundorten es nicht zwei gibt, die einander vollkommen gleichen würden.

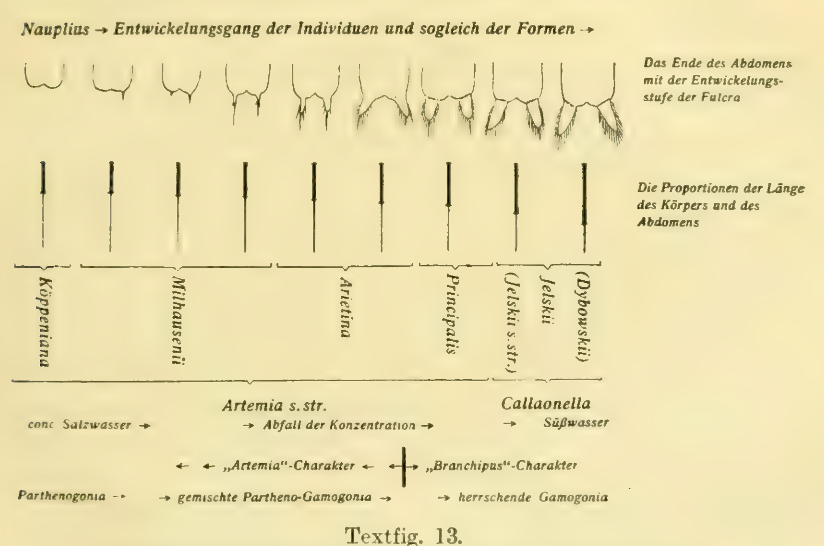
Mittels der früher auseinandergesetzten Kurve können wir uns mit großer Leichtigkeit bezüglich dieser großen Reihe der Formveränderung der Artemien orientieren. Die Gattung *Artemia* ist ein einheitlicher systematischer Gestaltenkreis, deren Formen, von Fall zu Fall, das Resultat der Accommodation zur Umgebung sind.

Bei Entwicklung der Gestalt sind zwei Faktoren im Spiel, der eine ist die Vererbung, welche dasjenige beibehält, was sie unter den gegebenen Verhältnissen beibehalten kann, der andre ist die Umgebung, welche mit einem Heere von Anregungen den Organismus zur Annahme der Gestalt zwingt. Die folgende Generation macht, im Falle der Veränderung der Umgebung, im Vergleich zur vorhergehenden nur einen Schritt, schreitet dann fort, bis wir endlich in der vierten bis fünften Generation — was beiläufig ein halbes Jahr ausmacht — die stabil-endgültige Form vor uns haben.

Auf die entwickelte *Artemia* wirkt die Veränderung der Zuchtlösung nicht unmittelbar ein, sie behält ihre bereits entwickelten Hauptzeichen. Schmankewitsch (96) hat wohl in seinen außerordentlich genauen Untersuchungen nachgewiesen, daß die Dimensionen der Kiemen und die Verhältnisse des Körpers schon innerhalb weniger Tage sich meßbar ändern. Dies dürfte jedoch wahrscheinlich auf osmotische Einwirkung zurückzuführen sein (Höber 65, du Bois-Reymond 25), während die eigentliche, wesentliche Veränderung, sagen wir die Accommodation an die Zuchtlösung, erst nach mehreren Generationen vor sich geht.

Die Lebensweise in diluierter und konzentrierter Salzlösung äußert sich, miteinander verglichen, in vieler Beziehung sehr interessant. Hiervon tat ich schon gelegentlich der »Entwicklung der Formen« Erwähnung. Hier hebe ich nur hervor, daß die in diluierter Lösung lebenden Artemien nicht nur in morphologischer Beziehung den in Süßwasser lebenden Branchipusen näher stehen, ich meine was die Körperverhältnisse und die Entwicklung und Gliederung des Gabelfortsatzes anlangt, sondern auch darin, daß die Artemien in wenig dichten Salzlösungen nach Art der Branchipuse sich gebaren. Sie schwimmen am Rücken (Abonyi 1—3) kreuz und quer in ihrer Nährlösung herum, was sie in der konzentrierten Lösung nicht imstande wären, weil sie gegen die auftreibende Kraft des großen specifischen Gewichts derselben kämpfen müssen. Ferner machen die Artemien in diluierten Salzlösungen ebensolche Ruderbewegungen in dorso-

ventraler Richtung wie die Branchipuse und führen infolgedessen ebenso lebhafte schnellende Bewegungen aus, wie ihre Süßwasserverwandten. Eine solche Art zu schwimmen, versuchen die in konzentrierten Lösungen lebenden gar nicht, es wäre auch umsonst, denn sie haben keine oder nur rudimentäre Gabelfortsätze, welche bei den in wenig dichten Salzwasserlösungen lebenden die Ruderbewegungen des Abdomens erfolgreich macht. Je weniger dicht und je wärmer die Salzlösung ist, desto erfolgreicher ist innerhalb der Existenzbedingungen, wegen geringer innerer Reibung der Flüssigkeit, das für Branchipuse charakteristische schnellende Schwimmen. Bei dieser



Textfig. 13.
Schematische Darstellung des Zusammenhanges der *Artemia*-Formen.

Art zu schwimmen ist die Muskulatur des Abdomens in Tätigkeit, durch welche ein kurzes, kräftiges Abdomen entsteht, welches ebenfalls ein gemeinsames Zeichen der Branchipuse und der in wenig dichter Salzlösung lebenden Artemien ist.

Aus verständlichen Gründen geschieht in konzentrierter Salzlösung das Entgegengesetzte, infolgedessen die Entwicklung einer andren Form ganz natürlich ist.

Die Modifikation der Form kann daher nicht nur auf die Einwirkung der unmittelbaren Umgebung zurückgeführt werden, sondern der betreffende Organismus wirkt, durch Ausnutzung der biologischen Vorteile der Umgebung, hierbei selbst mit.

Hiermit steht in Zusammenhang, daß man bisher männliche Tiere nur in wenig dichten und mittelkonzentrierten Salzlösungen beobachtet hat (*Jelskii*, *principalis*, *arietina*, *Milhausenii*), hingegen sind bei den in konzentrierter Salzlösung lebenden (*Köppeniana*) bisher noch keine Männchen gefunden worden (Fig. 13).

Auf Grund des Obigen können wir die Gattung *Artemia* für einen solchen Formenkreis halten, welcher sich nicht in im Sinne der Systematik genommene »Arten« differenziert hat: sie ist eine einheitliche Varietätsreihe, deren jedes herausgegriffene Glied, mit den umgebenden Einwirkungen, sich eine Gleichgewichtssituation gesichert hat.

XVII. Folgerung aus der Summierung der Resultate.

Bei der Variierung, richtiger Bildung von Varietätenreihen, der Artemien ist der sprunglose allmähliche Übergang am meisten auffallend. Die Untersuchung dieser Sache vom biologischen Gesichtspunkt aus ist außerordentlich interessant und verrät in seinen Offenbarungen einen auffallenden Zusammenhang mit andern ähnlichen, aber bisher noch nicht auf einheitliche Ursachen zurückgeführten Reihen von Variationen.

Bei den Organismen können wir noch in sehr wenigen Fällen den Zusammenhang des Einflusses des Aufenthaltsortes mit der im Organismus erweckten Reaktion, bzw. dessen Äußerung im Verhältnis zu andern Organismen zum Ausdruck bringen. Wir besitzen Daten, aus welchen wir schon früher wußten, daß auf die Einwirkung äußerer Agentien der Organismus mit eigenartigen Veränderungen antwortet. Bei Schmetterlingen zum Beispiel kennen wir bei den unter den Namen Wärme- oder Feuchtigkeitsaberration figurierenden Formen die Veränderung hervorbringende Ursache (Standfuß, Linden). Bei sehr vielen Tieren haben wir davon höchstens Ahnungen. Wir können ganze Formenreihen zusammenstellen (vielgestaltige Schmetterlinge, Hirschkäferreihe usw.), bei welchen wir die Veränderung in einer Richtung beobachten, aber sie nicht auf eine entsprechende Ursache zurückzuführen versuchen können.

Der Polymorphismus der Tiere nach Temporal-, Lokal-, Wüsten-, Polar- und Alpenverhältnissen, sowie die sogenannten Angoravariationen stehen höchstwahrscheinlich in Kontinuität mit den gleichen Formen, welche unter normalen Verhältnissen leben.

Für mich ist es zweifellos, daß auf die Organismen der Einfluß der Umgebung im Verhältnisse seiner Stärke einwirkt, in den meisten

Fällen zeigt sich äußerlich keine Veränderung, oder wir bemerken solche nur dann, wenn die Form von ihrer Norm bedeutend abweicht.

Daraus, daß bei den Artemien die Kontinuität gewisser, bisher als Art- oder im Sinne der Systematik mindestens Varietätzeichen im gegebenen Falle graphisch fixiert werden kann, mit andern Worten in mathematische Formel gefaßt werden kann, wage ich zu folgern, daß es auch bei andern Tiergruppen, eventuell bei ganzen systematischen Kategorien, gelingen wird — im Fall die Einwirkung der Umgebung analysierbar ist —, das ununterbrochene, wenn auch lückenhafte, aber dennoch in einheitlicher Richtung sich darbietende Reagieren nachzuweisen[1].

XVIII. Schluß.

Gelegentlich der Summierung meiner Untersuchungsresultate der *Artemia salina* müssen wir uns auch mit nebenbei auftauchenden Gedanken befassen. Unter diesen ragt die große Frage der Artbildung hervor. In diesem Falle zeigt sich die gestaltende Kraft der unmittelbaren Umgebung auffällig, der gegenüber der Konservatismus der Artentwicklung einen nur geringen Widerstand leistet. Jedenfalls beleuchten sie viele artbildende Modalitäten, bei welchen wir das Ausfallen einzelner Glieder einer Variationsreihe schon aus anatomischen Gründen annehmen müssen.

Um mein Beispiel zu benutzen: wenn zwischen den Formen der *Artemia Jelskii* und der *Artemia salina*, *principalis*, *arietina* usw. der Übergang dadurch unterbrochen würde, daß gewisse stabile Konzentrationen sich bilden würden, an welche eine oder die andre Form infolge ihrer Existenzbedingungen gebunden wäre, so könnten wir sie mit vollem Rechte als besondere systematische Formen ansehen.

In der Systematik sind zahlreiche Tiergruppen auf einer solchen Basis behandelt, daß ihre Systemzeichen, so wie früher bei den Artemien, felsenfest zu stehen scheinen, in Wahrheit aber nur beweisen, daß bei der heutigen Behandlung der Systematik wir oft auf Grund solcher Zeichen die Arten oder Varietäten voneinander scheiden, welche eher dazu geeignet wären, sie miteinander zu verbinden.

Meinem hochverehrten Meister, Herrn Géza Entz, k. ung. Hofrat und ö. o. Universitätsprofessor, erstatte ich auch hier für sein Interesse an meiner Arbeit und seiner stets gewährten Anleitung

[1] H. Przibram, Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. Vorträge Rouxs. Heft III. 1908.

meinen ergebensten Dank. Dank schulde ich noch dem Herrn ö. o. Professor an der Technik Jenö Daday von Dées für seine fachlichen Mitteilungen, ferner dafür, daß er mir gestattete, die unvergleichlich reiche »Separata«-Sammlung seiner Bibliothek und die Bibliothek seines Instituts zu benützen.

Budapest, im Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

1. Abonyi, Sándor: Az Apus-ok és Branchipus-ok phototropismusáróe. Allattani Közlem. 9. Köt. p. 107—124. 1910.
2. — —: A. Branchipus-peték kikelése sós vizzel való kezelésre. — Állattani Közlem. 9. Köt. p. 163—168. 1910.
3. — —: A leveleslábu rákok életmodja és a Limnadia lenticularis magyarországi elöfordulàsa. — Állattani közlem. 9. Köt. p. 88—95. 1910.
4. — —: A levéllábu rákok petéinek kikeléséröl. — Állattani közlem. 10. Köt. 1911.
5. — —: Wesenberg-Lund plankton-elmélete. — Állattani közlem. 10. Köt. 1911.
6. Anikin, W. P.: Einige biologische Betrachtungen über Crustaceen der Gattung Artemia (oroszul. Mitt. Kais. Univ. Tomsk. T. 14.) Auszug von Adelung: Zool. Zentralbl. 6. Jahrg. S. 756—760. 1898.
7. Artom, C.: Osservazioni generali sull' Artemia salina Leach delle Saline di Cagliari. — Zool. Anzeiger. Bd. XXIX. 1905.
8. — —: La variazione dell' Artemia salina (Linn.) di Cagliari sotto l'influsso della salsadina. — Mem. R. Accad. Sc. Torino (2). T. 57. p. 221—254. 1 Tav. 1905—1906.
9. — —: Ricerche sperimentali sul modo di riprodursi dell' Artemia salina Lin. di Cagliari. — Biol. Centralbl. Bd. XXVI. S. 26—32. 1906.
10. — —: Osservazioni e raffronto tra le artemie sessuate e le artemie partenogenetiche. — Biologica. Vol. 1. p. 1—4. 1906.
11. — —: Il numero dei cromosomi e la maturazione dell'uovo dell'Artemia partenogenetica di Capodistria e dell'Artemia sessuata di Cagliari. — Biologica. Vol. 1. 1906.
12. — —: Note critiche alle osservazione del Loeb sull' Artemia salina. — Biol. Centralbl. Bd. XXVI. S. 204—208. 1906.
13. — —: Ricerche sperimentali sulla variazione dell' Artemia salina Lin. di Cagliari. — Biologica. Vol. 1. p. 247—267. 1907.
14. — —: La maturazione, la fecondatione e i primi stadii di sviluppo dell' uovo dell' Artemia salina Lin. di Cagliari. — Biologica. Vol. 1. p. 495—515. 2 Tav. 1907.
15. — —: La sistematica del genere Artemia in relazione col numero dei cromosomi delle cellule sessuali e in relazione col numero e colla grandezza delle cellule somatiche. — Biol. Centralbl. Bd. XXXI. 1911.

16. Artom, C.: Analisi comparativa della sostanza cromatica nelle mitosi di maturazione e nelle prime mitosi di segmentazione dell uovo dell' Artemia sessuata di Cagliari (univalens) e dell' uovo dell' Artemia partheno-genetica di Capodistria (bivalens); con 3 tavola. — Archiv f. Zell-forschung. Bd. VII. 1911.

17. — —: Le basi citologiche di una nuova sistematica del genere Artemia. — Archiv f. Zellforschung. Bd. IX. 1912.

18. Audin: Examen des Crustacés rapportés de la saline de Marignane. — Ann. d. Sc. nat. zool. (2). T. VI. p. 230. 1836.

19. Baird, N.: The natural history of the British Entamostraca. — London 1850.

20. — —: Monograph of the Family Branchipodidae, a Family of Crusta-ceous belanging to the Division Entomostraca etc. — Proc. zool. Soc. of London. Part 20. 1852.

21. Bateson, W.: Material for the Study of Variation. — London 1894.

22. Behning, A.: Artemia salina aus dem Astrachanischen Gouvernement in Rußland. — Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.

23. — —: Studien über die vergleichende Morphologie sowie über temporale und Lokalvariation der Phyllopoden-Extremitäten. — Internat. Revue d. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Biol. Suppl. 1912.

24. Borcea, J.: Note sur les Crustacés phyllopodes des environs de Jassy. — Ann. scient. Univ. Jassy. T. VI. p. 30—44. 7 figg. 1909.

25. du Bois-Reymond, K.: Über die Beziehung und Binnendruck in elasti-schen Hohlgebilden. — Biol. Centralbl. Bd. XXVI. 1906.

26. Bouvier, E. L.: Sur le mécanisme des transformations en milieu normal chez les Crustacés. — C. R. Acad. Sc. Paris. T. CXLIV. p. 301—306. 1907.

27. Brauer, A.: Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich ent-wickelnden Eies von Artemia salina. Mit 4 Taf. — Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIII. p. 162—216, 217—222. 1894.

28. Brauer, F.: Über Artemia und Branchipus. — Zool. Anz. 9. Jahrg. S. 364 bis 365. 1886.

29. —: Beitrag zur Kenntnis der Phyllopoden. Mit 8 Taf. — Wiener Sit-zungsber. math.-nat. Cl. Bd. LXXV. 1. Abt. 5. Heft. S. 583—619 1877.

30. Breckner, A.: Vorläufige Mitteilungen über experimentelle Untersu-chungen an Artemia salina. — Verhandl. u. Mitteil. d. Siebenbürgischen Vereins f. Naturwiss. zu Hermannstadt. LVIII. Bd. Jahrg. 1908.

31. — —: Über den Einfluß von Salzlösungen auf niedere Krebse. — Schrift. nat. Ver. Schleswig-Holst. Bd. XIV. S. 418—419. 1909.

32. Briggs, S. A.: Animal from Salt Lake (Artemia fertilis). — Science-Gossip. p. 78—80. 1869.

33. Briquel, C.: Note sur l'Artemia salina. — Nancy, imp. Crepin-Lebland. 1882.

34. Bujor, P.: Contribution à la Biologie de l'»Artemia salina« Leach. — An-nales de Biologie. Vol. I. p. 207—220. 1911.

35. Butschinsky, P.: Die Metazoenfauna der Salzseelimane bei Odessa. — Zool. Anz. Bd. XXIII. 1900.

36. Butschinsky, P.: Über Artemia salina. — Naturwiss. Wochenschr. Bd. XVIII. S. 185—186. 1903.

37. Certes, A.: Sur la vitalité des germes de l'Artemia salina et du Blepharisma lateritia. — Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. XCIII. p. 750 bis 752. 1881.

38. Chyser, C.: Nachtrag zu Sills Mitteilungen über die in den Salzsolteichen Siebenbürgens vorkommende Artemia. — Verh. u. Mitteil. d. Siebenbürg. Ver. f. Naturwiss. Hermannstadt. 12. Jahrg. S. 56—59. 1882.

39. Claus, C.: Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. — Arbeiten aus dem Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. VI. 1886.

40.— —: Über die Charaktere der Gattung Artemia im Gegensatze zu Branchipus. — Anz. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. S. 43—45. 1886.

41. Daday, J.: Catalogus Crustaceorum faunae Transsylvaniae. — Ord. term. tud. Ech. 1884.

42. — —: A magyar birodalam állatvilága. III. Arthropoda. — Budapest 1896.

43. — —: Monographie systematique des Phyllopodes anostracés. — Ann. Sc. nat. zool. (9). T. XI. p. 91—489. 89 figg. 1910.

44. — —: Quelques phyllopodes anostracés nouveaux. Appendice à la monographie systématique des Phyllopodes anostracés. Avec 5 figures dans le text. — Annal. d. Sc. Nat. (9). zool. p. 241—264. 1910.

45. — —: A magyarországi Branchipus-fajok àtnézete. — Math. és. Természettud. Közl. 23 Köt. 1888.

46. — —: Adatok a Phyllopoda Anostraca alrend eddig ismert fajainak ismeretéhez. — Math. és Terménettud Ért. 29. Köt. p. 165—192. 1911.

47. Desmarest: Considerations générales sur la Classe des Crustacés et description des espèces de ces animaux qui vivent dans la mer, sur côtes ou dans les eaux douces de la France. Paris 1825.

48. Entz, G.: Az erdélyi sós vizekbenélö Artemiákról. — Orv. term-tud Értesitö. 8. Köt. 1886.

49. — —: A sósvizek faunája. — Term-tud. Közl. Pótfüz. LV. 1900.

50. Entz, G. jun.: A levéllàbu rákok egyóriasa. — Állatani Közl. 5. Köt. p. 147 bis 148.

51. Fabricius: Entomol. syst. II. 1775.

52. Fischer, G. de Waldheim: Notice sur une nouvelle espèce de Branchipus de Latreille. — Bullet. d. la Soc. Impér. des Sc. nat. de Moscou. T. VII. p. 452. Tab. 16. 1834.

53. Friedenfels, E.: Über Artemia salina und andere Bewohner der Soolenteiche in Salzburg. Mit 1 Taf. — Verh. Siebenb. Ver. f. Nat. 30. Jahrg. S. 112—178. 1880.

54. — —: Weitere Beobachtungen über Artemia und die Salzburger Soolenteiche. — Verh. u. Mitt. d. Siebenb. Vereins f. Nat. in Hermannstadt. Jahrg. 1885.

55. Fries, W.: Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus-Grub und der parthen. Generation von Artemia salina. — Arch. f. Zellforschung. Bd. IV. 1909.

56. GARMAN, S. W.: The Salt-Lake Crustacean (Artemia fertilis Verrill). — Amer. Naturalist. Vol. VI. p. 771—772. 1872.

57. GISSLER, CARL F.: Evidences of the Effect of Chemico-physical Influences in the Evolution of Branchipod Crustaceans. — Proc. Americ. Assoc. Adv. Sc. 29. Meet. p. 557—559. 1881. Amer. Natural. Bd. XV. 1881.

58. GMELIN: Linne's Systema naturae. 1789.

59. GRAEFFE, E.: Übersicht der Fauna des Golfes von Triest, nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinungs- und Laichzeit der einzelnen Arten. 5. Crustacea. — Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. Bd. XIII. 1901—1902.

60. GROCHOWSKI, M.: Über eine neue, im Süßwasser lebende Species von Artemia. Mit 5 Fig. — Verhandl. k. k. Zool.-bot. Ges. Wien. Bd. XLV. p. 95—101. 1895 in der polnischen Zeitschrift Kosmos (Lemberg). T. XX. p. 301—310. 1895.

61. GRUBE, A. E.: Bemerkungen über die Phyllopoden. — Wiegmanns Archiv. Bd. I. p. 71—172. T. V—VIII. 1853.

62. HANKÓ, JÓZSEF: Torda városának helyirata. Kolozsvár 1844.

63. HARTING: Vormverandering van dieren door uitwendige invloeden (Artemia salina). — Album der Natur. 1877.

64. HARTWIG, W.: Verzeichnis lebender Krebstiere der Provinz Brandenburg. Berlin 1893.

65. HÖBER, R.: Über die Bedeutung der Theorie der Lösungen für Physiologie und Medizin. — Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.

66. JOLY, N.: Histoire d'un petit crustacé (Artemia Salina Leach) etc. — Montpellier 1840.

67. KELLOG, VERNAN L.: A new Artemia and its Life Conditions. — Science. Vol. XXIV. p. 71—76. 1 pl. 1906.

68. KULCZYCKI, W.: Materyaly do monographii skorupiaków liscionogich (Branchipodidae), Material zu einer Monographie der Branchipodiden. Mit 1 Taf. — Kosmos (Lemberg). T. X. p. 588—599. 1885.

69. LAMARK: Histoire des animaux sans vertèbres. Tom. V. p. 134. 1814.

70. LATREILLE: Nouv. dictionnaire d. Histoire nat. T. X. p. 333. 1817.

71. LEACH: Dictionnaires des Sciences naturelles. Bd. XIV. Entomostraca. 1819.

72. LEYDIG, F.: Über Artemia salina und Branchipus stagnalis. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.

73. LEUNIS, LUDWIG: Synopsis der Tierkunde. Bd. II. Hannover 1886.

74. LIEVIN: Branchipus Oudneyi, der Fezzanwurm, oder dud; Bairds Artemia Oudneyi. — Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig. Bd. V. 4. Heft. 1856.

75. LINNÉ, C.: Systema Naturae. Editio X. p. 634. 1758.

76. LOEB, J.: Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. — Berlin, J. Springer. 1909.

77. MILNE-EDWARDS, A.: Histoire naturelle des Crustacés. — Vol. III. 1840.

78. MURDOCH, J.: Seven new species of Crustacea and Worm from Arctic Alaska. — Proc. U. St. Nat. Mus. Tom. VII. 1884.

79. Noll, F.C.: Lange Keimfähigkeit der Eier des kleinen Salinenkrebses. — Zool. Garten. p. 282. 1889.
80. Nowikoff, M.: Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane von Artemia salina. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXI. S. 691—698. 1 Taf. 1906.
81. Ostroumoff, A. A.: (orosz dolporat a kőrethew »cium« német hivanattal) Über die Bedeutung des osmotischen Druckes beim Ausschlüpfen des Nauplius aus dem Ei der Artemia salina. — Abgedr. aus: Protok. Naturforsch. Ges. Univ. Kasan. Nr. 198. 91 p. 8°. Kasan 1901.
82. Packard, A. S.: A monograph of the Phyllopod Crustacea of North America, with remarks of the order Phyllocardia. 1883.
83. Pallas: Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches. — 1. Buch. 2. Teil. 1771.
84. Paulsen, J.: Über die Galvanotaxis der Entamostraken. — Zool. Anz. Bd. XXIX. S. 238—244. 4 Fig. 1905.
85. Petrunkewitsch, A.: Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. — Anat. Anz. Bd. XXI. p. 256—263. 1902.
86. Rakett, J.: Observation on Cancer salinus. — Trans. of the Lim. Soc. 1812—1815. II. Part. p. 205. Tab. 14. Fig. 8—10. 1812.
87. Samter und Heymons: Die Variationen bei Artemia salina Leach und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. — Abhandl. K. preuß. Akad. Wiss. Berlin 1902.
88. Schlosser: Lettre inserée avec figures dans les observations periodiques sur la physique, l'histoire naturelle et les beaux-arts par Gautier. 1756.
89. Schmankewitsch, W.: Einige Krebse der Salzsee- und süßen Gewässer und ihr Verhältnis zu dem sie umgebenden Elemente (Branchipus medius leirása). — Schriften der III. Versammlung russischer Naturforscher. Bd. III. 1875.
90. — —: Über den Einfluß der physikalisch-chemischen Bedingungen auf die Organisation von Branchipus. Auszug von Kovalewsky aus d. Sitzungsb. d. zool. Abhd. d. III. Versamml. russ. Naturf. Kiew. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII. S. 293—295. 1872.
91. — —: Sur les rapports de l'Artemia salina M. Edw. et de l'Artemia Mühlhausenii M. Edw. etc. Extrait. — Arch. Sc. phys. et nat. Genève. Nouv. per. T. LIV. p. 284—287. 1875.
92. — —: Über das Verhältnis der Artemia salina M. Edw. zur Artemia Mühlhausenii M. Edw. und dem Genus Branchipus Schaeff. Mit 1 Taf. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl.-Heft 1. p. 103—116. 1875.
93. — —: Sur les rapports de parenté de l'Artemia salina M. Edw. avec l'Artemia Mühlhausenii et avec le genre Branchipus (Schaeff.). — Arch. de zool. expér. et gen. IV. p. 61—64. 1875.
94. — —: On the Relations of Artemia salina and Artemia Mühlhausenii and on the Genus Branchipus. — Ann. Mag. Nat. Hist. IV. ser. Vol. XVII. p. 256—258. 1876.
95. — —: Explications relatives aux différences qui existent entre l'Artemia salina et l'Artemia Mühlhausenii et entre les genres Artemia et Branchipus. — Arch. Sc. phys. et nat. Genève. Nouv. Périod. T. LVI. p. 358—365. 1876.

96. Schmankewitsch, W.: Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. 1877.

97. Semper, K.: Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. — I. 191 bis 195. Leipzig, Brockhaus. 1880.

98. Simon, E.: Etude sur les Crustacés du Sous-ordre des Phyllopodes. Avec 2 pl. — Ann. soc. Entom. France (6). T. VI. III. Trim. p. 393—432. 1886.

99. Siebold, C. Th.: Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. 1871.

100. — —: Über Parthenogenesis der Artemia salina. — Sitzungsber. d. math.-phys. Cl. d. K. bayer. Akad. d. Wiss. München. Bd. III. S. 168 bis 196. 1873.

101. — —: Über die in München gezüchtete Artemia fertilis aus dem großen Salzsee von Utah. — Verh. d. Schweiz. naturf. Ges. Basel. 59. Vers. S. 267—280. 1876 (1877).

102. Sill, Victor: Über die in den Salzsoolteichen Siebenbürgens vorkommende Artemia. — Verh. u. Mitt. d. sieb. nat. Vereins z. Hermannstadt. XII. S. 118—122. 1861.

103. Steuer, A.: Der gegenwärtige Stand der Frage über die Variationen bei Artemia salina Leach. — Verh. d. k. k. Zool. Bot. Ges. in Wien. Bd. LIII. 1903.

104. — —: Planktonkunde. p. 387. Berlin 1910.

105. Thompson: Zoological Researches, and Illustrations of natural history. Cork. Memoire VI. Development of Artemis salinus or Brine-shrimp demonstrativ of its relationship to Branchipus etc. — Fasc. VII. Tab. 3. 1834.

106. Tunner, J. Károly: A esíkbogàr himivarkés nilékének morphologiàja ésvérének osmoticus nyomàsa. — Állatt. közl. 4. köt. 1905.

107. Verill, A. E.: New Localities of Artemia. — Americ. Journ. Sc. a. Arts. II. ser. Vol. XLVIII. p. 430. 1869.

108. Viski, Jenö: A tordai sóstavak. — Földrajzi Közlemények. 39. Köt. 1911.

109. Vogt, Ch.: Les Branchipus et les Artemia. — Act. Soc. Helvét. Sc. nat. Fribourg. 55. Sess. p. 149—153. (1872) 1873.

110. — —: On Branchipus and Artemia. — Ann. Mag. Nat. Hist. IV. Ser. Vol. X. p. 405—406. 1872.

111. Walter, A.: Vorläufige Diagnose und Beschreibung zweier neuer Branchiopoden aus Transkaspien (Apus Haeckeli n. sp., Artemia asiatica n. sp. — Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. p. 924—927. 1887.

112. —: Transkaspische Binnenkrustaceen. A. Transkaspische Phyllopoden. — Zool. Jahrb. Bd. III. S. 987—1014. Taf. 35. 1887.

113. Wesenberg-Lund: Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem specifischen Gewicht des Süßwassers. — Biol. Centralblatt. Bd. XX. 1900.

114. — —: Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons . . . etc. Aus dem Dänischen übersetzt von O. Guyer. Leipzig 1910.

115. Woltereck, R.: Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderungen, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Dephniden. — Verh. deutsch. zool. Ges. 19. Vers. S. 110—173. 18 Fig. 1909.

116. Zenker: System der Crustaceen. — Wiegmanns Archiv. Bd. XX. 1854.
117. Zograf, N.: Phyllopodenstudien. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI. S. 446—522. 4 Taf. 2 Fig. 1907.
118. — —: La calott cervicale chez les Nauplius de l'Artemia salina. — C. R. Acad. Sc. Paris. Tom. CXLI. p. 903—905. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Das Wachstum des Abdomens der in steigender Konzentration lebenden *Artemia*-Formen. Etwa 10malige Vergrößerung. *A*, aus süßem Wasser; *B*, aus dünnem Salzwasser; *C*, aus Salzwasser von spec. Gew. 1012; *D*, aus mittlerem konzentrierten Salzwasser von spec. Gew. 1090; *E*, aus stark konzentriertem Salzwasser von spec. Gew. 1142.

Die Zeichnung *A* aus Grochowskys Arbeit (60) eine ♂ *Callaonella* (*Dybowskii*), die Zeichnung *B* aus Kulczyckis Arbeit (68) auch eine ♂ *Callaonella* (*Jelskii*). Die andren sind Originalphotographien. Das × bei Fig. *E* zeigt die Grenze zwischen Rumpf und Abdomen.

Tafel III.

Momentphotographien der *Artemia salina* L. aus kochsalzigen Zuchtlösungen. 2malige Vergrößerung. Die Zahlen oberhalb der Bilder zeigen das specifische Gewicht der betreffenden Lösungen. Aus den Photographien ist das verhältnismäßige Wachstum des Abdomens, entsprechend der höheren Konzentration, deutlich zu entnehmen.

Tafel IV.

Momentphotographien der aus der Mutter- und aus den veränderten Konzentrationen der NaCl-Lösungen und aus den $CaCl_2$- und $MgSO_4$-Lösungen hervorgegangenen Züchtungen. 2malige Vergrößerung.

Der Genitalapparat von Calyptraea sinensis Lin., Crepidula unguiformis Lam. und Capulus hungaricus Lam.

Von

Martin Giese

aus Neustettin in Pommern.

Mit 27 Figuren im Text und Tafel V—VIII.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einführung und Blick auf das über unsern Gegenstand Bekannte . . 170
II. Material und Methode, sowie biologische Notizen 172
III. Untersuchungsergebnisse 174
1. *Calyptraea sinensis* 175
a) Männliches Stadium 175
b) Weibliches Stadium 179
c) Umwandlungserscheinungen 185
2. *Crepidula unguiformis* 192
a) Männliches Stadium 192
b) Weibliches Stadium 195
c) Umwandlungserscheinungen 199
3. *Capulus hungaricus* 202
a) Männliches Stadium 202
b) Weibliches Stadium 205
c) Umwandlungserscheinungen 206
IV. Vergleich der drei Geschlechtsapparate 208
Anhang: Besprechung neuerer Arbeiten 210
V. Theoretisches 215
1. Über die Phylogenie der Geschlechtswege bei den Prosobranchiern sowie ihre Beziehung zu den Nephridien 215
2. Über den primären oder sekundären Charakter des Hermaphroditismus der Prosobranchier 222

Zusammenfassung der Hauptergebnisse dieser Arbeit 225
Literaturverzeichnis 227

I. Einführung und Blick auf das über unseren Gegenstand Bekannte.

Während der Genitalapparat der Pulmonaten und Opisthobranchier in morphologischer und histologischer Hinsicht bereits so weit untersucht worden ist, daß man über die Homologien der Organabschnitte ein klares Bild bekommt, fehlt es sehr an Arbeiten über die Geschlechtsorgane der Prosobranchier. Hier sind dieselben nur grob morphologisch bekannt, und es bestehen noch viele Unsicherheiten. Man ist gezwungen, sich fast allein an die Berichte des Hauptbearbeiters der Prosobranchier, B. Haller (12) zu halten, dessen morphologische Bilder ebensowohl wie seine spärlichen histologischen und funktionellen Angaben über den Genitalapparat der wichtigsten Prosobranchier aber vielfach nicht ganz zutreffend sind. Ein wirkliches Verständnis der Funktion dieser Organe ist nur aus sehr wenigen Arbeiten zu schöpfen. Kaum eine andre, als Lenssens (21a) Arbeit über *Neritina* klärt die funktionellen Verhältnisse der Organabschnitte. Die Entwicklung vollends des Genitalapparates der Prosobranchier ist mit Ausnahme von *Paludina* überall unbekannt.

Da so der Stand der Dinge, veranlaßte mich Herr Professor Dr. L. Brüel zur Untersuchung des Genitalapparates einiger Prosobranchier. Ich spreche ihm an dieser Stelle hierfür, sowie für seine in jeder Beziehung stets bereitwillige Unterstützung meinen herzlichen Dank aus. Mein Dank gebührt weiter dem Direktor des zoologischen Institutes, Herrn Professor Dr. V. Haecker, welcher mir durch seine Bemühungen ein Reisestipendium verschaffte und so mir den Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel ermöglichte. Ferner danke ich der Assistentin Fräulein Dr. Kuttner für ihre liebenswürdige Hilfe und stete Bereitwilligkeit, oft mühsame Untersuchungen nachzuprüfen; desgleichen der zoologischen Station in Neapel, welche mir von der Gattung *Capulus* einige Tiere aus dem Stationsmaterial zur Verfügung stellte.

Da an dem hiesigen Institute die Absicht besteht, eine Anzahl Prosobranchiergruppen vergleichend zu untersuchen, machte ich den Anfang, indem ich ein, mir zufällig leicht zugängliches Material, nämlich *Calyptraea sinensis* L., vornahm. Es ist die Familie der Calyptraeiden eine Gruppe, in welcher, wie ich bald fand[1], protandrischer

[1] Gleichzeitig mit H. Kleinsteuber (14).

Hermaphroditismus herrscht. Daß diese Erscheinung vielfach bei höheren Prosobranchiern sich findet, ahnte zuerst CONKLIN (8) 1897, doch den Nachweis brachte erst ORTON (26) 1909 für *Crepidula fornicata*. Es war daher mit meinen Untersuchungen die Absicht zu verbinden, die Umwandlung des erst männlich funktionierenden in den später weiblich wirkenden Apparat zu verfolgen. Hierüber nämlich, genauer über die Frage, ob alle accessorischen Teile, wie bei Zwittern andrer Gastropodengruppen, getrennt für jedes Geschlecht vorhanden sind, oder die männlichen beim Übergang zu weiblicher Geschlechtstätigkeit ihre Funktion nur wechseln, ist bisher nichts bekannt.

Bei diesen Untersuchungen über den Geschlechtsapparat von *Calyptraea sinensis* machte ich eine überraschende Entdeckung. Es ergab sich nämlich, daß bei Tieren weiblicher Geschlechtsfunktion ein in Aussehen und Weite dem Gonoduct gleicher Gang, vom vorderen Zipfel des Pericards zu diesem zieht, so daß hierdurch eine direkte Verbindung zwischen Gonoduct und Herzbeutel hergestellt wird. Durch diesen Gonopericardialgang (bekanntgegeben im Zoologischen Anzeiger 1913, Bd. XLII, Nr. 10, S. 433) ist damit zum erstenmal eine Beziehung des Genitalapparates zum Pericard beim erwachsenen Tier festgestellt, wie sie ebenso der Niere zukommt. In theoretischer Hinsicht ist dieser Gang natürlich für die morphologische Beurteilung des Gonoductes von großer Wichtigkeit. Bisher war über die Beziehungen zwischen Gonoduct und Niere der Monotocardier nur bei Embryonen etwas bekannt, bei Diotocardiern allerdings auch bei erwachsenen Tieren, da hier der Zusammenhang dieser Organe noch deutlicher ist. Demnach mußte ich die Niere in den Rahmen meiner Untersuchungen ziehen, besonders da deren Beschreibung und Bewertung durch HALLER (12) mindestens teilweise unrichtig ist, worauf bereits PELSENEER (29), PLATE (31) und andre hingewiesen haben. Um diesen Homologien weiter nachzugehen, muß man sich die Frage stellen, ob nicht der Gonopericardialgang (oder Gonostom) dem rechten Nephrostom entsprechen könnte, so daß hier also im Gonoduct die rechte fehlende Niere der Monotocardier enthalten wäre. Dann ist, wie wir im allgemeinen Teil dieser Arbeit sehen werden, die einzige Niere der Monotocardier homolog der linken Niere der Diotocardier.

Als ich meine Untersuchungen an *Calyptraea*-Material abgeschlossen hatte, erschien eine Veröffentlichung von H. KLEINSTEUBER (14), welche neben der gesamten Anatomie einiger Calyptraeiden auch deren

Genitalapparat zum Gegenstand seiner Forschung hat; doch konnte diese Arbeit ebenso, wie eine an gleicher Stelle früher erschienene Publikation von Scheidig (36) die anfangs geschilderten Lücken unsrer Kenntnisse nicht füllen. Vor allem hat der Verfasser den Gonopericardialgang überhaupt nicht erwähnt und ist an den interessanten Umwandlungserscheinungen bzw. Neubildungen bei dem Übergang dieses zwittrigen Genitalapparates von männlicher zu weiblicher Funktion achtlos vorübergegangen, wenn er auch die Protandrie als solche richtig erkannt hat. Und obgleich anderseits in dieser Arbeit Haller vielfach in dankenswerter Weise berichtigt wird, sind dem Verfasser doch auch manche Fehler unterlaufen. So ist der Bau des Penis, Lage des Porus genitalis im männlichen Geschlecht, Histologie des Uterus, Morphologie des Receptaculums u. a. unrichtig dargestellt.

Im einzelnen werde ich diese Arbeit nach Darstellung meiner eigenen Resultate, wo es in einer, für den Leser verständlicheren Form geschehen kann, besprechen und verschiedentlich berichtigen.

II. Material und Methode.

Mein *Calyptraea*-Material hatte ich zu verschiedenen Jahreszeiten von der zoologischen Station in Neapel lebend bezogen. Als die Tiere im Sommer die Reise nicht mehr lebend überstanden und ich Verwandte der Gattung *Calyptraea* zu meinen Untersuchungen heranziehen wollte, wurde es mir ermöglicht, mir an Ort und Stelle in Neapel im Juni/Juli 1913 Material zu verschaffen. Ich erhielt dort reichlich Tiere der Species *Crepidula unguiformis*; andrerseits in ungeahnter Fülle Material von der schon untersuchten Species *Calyptraea sinensis*, so daß ich reichlich Übergangstiere zwischen denen männlicher und weiblicher Geschlechtsfunktion fand. Von der dritten Gattung, welche ich dort zu erhalten hoffte, *Capulus hungaricus*, wurden, da selten geworden, während meines Aufenthaltes keine Tiere gefangen. Es wurde mir aber freundlicherweise das, leider nur in absolutem Alkohol konservierte, *Capulus*-Material der Station überlassen. Ich werde daher bei dieser Species auf feinere histologische Angaben verzichten müssen und ziehe die Gattung *Capulus* in diesen Punkten hauptsächlich vergleichsweise zu den Ergebnissen von *Calyptraea* und *Crepidula* heran.

Bevor ich zum Konservieren schritt, versuchte ich die Tiere nach der Methode von Fleischmann durch Warmstellen im Thermostaten zu ermatten, um ein Zusammenziehen beim Einlegen in die Konservierungsflüssigkeit zu verhindern. Es gelang mit *Calyptraea* und

Crepidula in befriedigender Weise. Auch Zusetzen von 1% Cocain zum Seewasser, in dem die Tiere dann 1—2 Tage blieben, hatte Erfolg.

Ich konservierte dann nach dem Verfahren von ZENKER, FLEMMING, HERMANN, nach CARNOY in mehreren Modifikationen, ferner mit modifizierter BOUINscher Lösung (ein Teil Picrinsäure 1%, ein Teil Formol und acht Teile Seewasser) und schließlich mit Sublimat-Eisessig. Schnittserien färbte ich mit Hämatoxylin Delafield, Heidenhain oder Hämalaun mit Nachfärbung von Orangegelb oder Eosin. Auch Hämatoxylin nach BRESLAU wandte ich an. (Es ist dies ein gutes Kernfärbungsverfahren und besteht darin, daß man nach Beizen mit Eisenalaun mit Hämatoxylin Delafield überfärbt und dann mit Eisenalaun differenziert.) Ferner färbte ich mit Safranin-Lichtgrün. Zum Unterscheiden von Bindegeweben und muskulösen Elementen wandte ich VAN GIESONsche Lösung und Hämatoxylinfärbung nach KRÜGER (17) an, oder machte Muskelfasern dadurch kenntlich, daß ich die mit Eisenhämatoxylin überfärbten Schnitte bei starker Vergrößerung in Eisenalaun differenzierte, wobei ich dann Muskelfasern daran erkannte, daß sie länger den Farbstoff gebunden halten, als Mesenchymelemente. Zum Kenntlichmachen schleimhaltiger Drüsen benutzte ich mit gutem Erfolge Thionin. Es gelang mir aber weiter, viele der an Schnittserien gewonnenen Resultate bei *Calyptraea* und *Crepidula* auch bei makroskopischer Präparation zu bestätigen.

Im ganzen untersuchte ich 167 Tiere der Species *Calyptraea sinensis*, und zwar davon 62 Tiere in Schnittserien, die andern durch makroskopische Präparation unter dem Binocular oder durch bloße Feststellung der Ausbildung von Penis und Uterus. Von der Species *Crepidula unguiformis* standen mir 75 Tiere zur Verfügung, von denen ich 24 schnitt, mit den übrigen wie oben verfuhr. Von der Species *Capulus hungaricus* konnte ich acht Tiere in Schnittserien zerlegen. Um über die Form der Organe genauer mich zu unterrichten, fertigte ich Rekonstruktionszeichnungen auf Millimeterpapier an, indem ich Vergrößerung und Schnittdicke in Beziehung setzte.

Auf äußere Körperform und Systematik der von mir untersuchten Species *Calyptraea sinensis* L. (*Galerus chinensis* Ad.) und *Crepidula unguiformis* L. (*Janacus* Mörch) möchte ich hier nicht eingehen, sondern nur auf die Arbeiten von SCHEIDIG (36) und KLEINSTEUBER (14) verweisen, wo eingehend darüber gesprochen wird. *Capulus hungaricus* Lam. wird nach TRYON u. a. als Gattung der Calyptraeiden geführt, HALLER (12b) und neuere Systematiker geben ihnen eine besondere Stellung als Familie. So faßt ersterer sie als eigene (14.)

Familie der Taenioglossen mit den Hipponiciden wegen ihres hufeisenförmigen Schalenmuskels zusammen. In dem Handwörterbuch der Naturwissenschaften gibt auch SIMROTH ein System, in welchem die Capuliden als besondere Familie der Taenioglossen neben den Calyptraeiden geführt werden. Für diese Abgliederung wird, wie wir sehen werden, auch die Beschaffenheit des Genitalapparates sprechen.

Vor Eintritt in die Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse möchte ich einige biologische Notizen vorausschicken. Über die Maturitätszeit der von mir untersuchten Prosobranchier des Mittelmeeres liegen meines Wissens nur Angaben von SCHMIDTLEIN (38) und LO BIANCO (22) vor, auf welch letzteren Autor sich auch die neueren Arbeiten stets berufen. Derselbe gibt die Maturitätszeit (d. h. nach ihm der Zeit, in welcher die Tiere sich in der Eiablage befinden, oder Eierpakete unter dem Mantel beherbergen) für *Calyptraea sinensis* auf Januar bis April an. Ich kann dies bestätigen, fand aber entgegen seiner Angabe auch noch im Juni und Juli Eier in der Entwicklung unter ihrem Mantel. Für *Crepidula unguiformis* gibt LO BIANCO Februar, April und Oktober als Maturitätszeit an. Demgegenüber muß ich ergänzend hinzufügen, daß ich hier ebenfalls im Juni und Juli Eier unter der Schale dieser Tiere fand.

Ferner möchte ich noch erwähnen, daß ich niemals, weder bei *Calyptraea* noch bei *Crepidula* Kettenbildung beobachten konnte, wie es ORTON (26) für *Crepidula fornicata* beschreibt, trotzdem ich meine Tiere wochenlang im Aquarium hielt. Allerdings setzen sich auf größeren Exemplaren weiblicher Geschlechtsfähigkeit oft ein bis drei, schon durch ihre geringe Größe auffallende männliche Exemplare fest; Übergangstiere zwittrigen Geschlechtes habe ich stets solitär lebend gefunden.

III. Untersuchungsergebnisse.

Wie bereits angedeutet, ist protandrischer Hermaphroditismus für Calyptraeiden schon seit 1909 sicher bekannt (ORTON für *Crepidula fornicata*). Es war daher nicht sehr überraschend, daß ich gleichzeitig mit KLEINSTEUBER (14) diese Erscheinung auch für *Calyptraea sinensis* und *Crepidula unguiformis* fand. Hatten sich diese und andre Autoren aber bei der Konstatierung der Protandrie lediglich an die verschiedene Gonadenfunktion und an das reziproke Verhältnis von Penis-Uterus gehalten, so untersuchte ich die einzelnen Organabschnitte des Geschlechtsapparates auf ihre Umwandlung bzw. Neubildung beim Übergange von männlicher zu weiblicher Geschlechts-

fähigkeit. Nicht ein zwittriger Geschlechtsapparat wie bei Pulmonaten und Opisthobranchiern liegt, wie ich fand, hier vor, sondern man kann geradezu von einem männlichen und weiblichen Stadium des Individuums sprechen. Es wird hier der Ausführgang den Gonadenprodukten entsprechend modifiziert, und die bei der neuen Tätigkeit nötigen Abänderungen machen sich nach und nach bemerkbar; schließlich werden Neubildungen dem Gonoduct beim Übergang zu weiblicher Funktion angefügt.

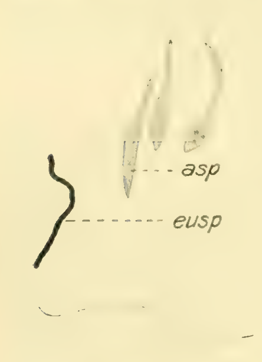
Obwohl die Tiere also protandrische Zwitter sind, werde ich demnach doch jede Gattung erst als Männchen, dann als funktionsfähige Weibchen beschreiben und erst, wenn so für den Leser ein Vergleich des männlichen und weiblichen Apparates möglich geworden ist, von den Umwandlungserscheinungen im Zusammenhang mit der Protandrie sprechen.

1. *Calyptraea sinensis.*

Wenden wir uns zunächst *Calyptraea* zu! Die Zwitterdrüse (in ihrer Rolle als Hoden) erfüllt den hinteren Teil des Eingeweidesackes. Ihre Farbe ist im frischen Tier gelblich. Sie wird links von Pericard und Niere, nach vorn von der Verdauungsdrüse begrenzt (Textfig. 2a, *g*). Ein schmaler Streifen zieht sich auch noch eine kleine Strecke unter der Niere neben dem »Vas deferens« hin. Die Zwitterdrüse besteht aus einer Anzahl von aneinandersitzenden kurzen Schläuchen, deren Lumina nacheinander sich zum Ausführgang zusammenschließen. In den Schläuchen oder Follikeln erfolgt in der üblichen Weise die Spermabildung, wobei die frühen Stadien der Spermatogenese der Wandung, einem niedrigen Keimepithel anliegen, die späteren Stadien mehr ins Innere verlagert sind, und schließlich das reife Sperma im Lumen der Schläuche liegt. Die Spermatocyten der gleichen Reifungsperiode bilden Gruppen, und zwar sind die Reifungsstadien sowohl der typischen wie der atypischen Reihe haufenweise gelagert und diese von einander getrennt (vgl. KUSCHAKEWITSCH (19) für Vermetus und Conus). In den Ballen reifen Spermas dagegen liegen die durch Größe, Gestalt und Chromatinmangel ausgezeichneten apyrenen Spermatozoen in bedeutend geringerer Zahl inmitten der normalen (Textfig. 1), nie aber fanden sie sich trotz darauf gerichteter Aufmerksamkeit an anderen Stellen in den Geschlechtswegen, in denen die haarförmigen Spermien sich angesammelt hatten. Doch lagen diese Verhältnisse außerhalb meines Untersuchungsgebietes, und ich habe dies nicht so weit verfolgt, daß ich hieraus Schlüsse ziehen kann.

Aus der Vereinigung der »Hodenschläuche« entspringt der »Samenleiter«, der sich proximal enorm erweitert und aufknäult zu einem Behälter des reifen Spermas oder Ampulle, wie sie auch bei Pulmonaten und Opisthobranchiern vorkommt. (Textfig. 2a, *amp*; desgl. Taf. V, Fig. 1a). Hier liegt das Sperma dichtgedrängt und zusammengeballt. Außerdem erfüllt oft eine, im Schnittpräparat homogen erscheinende Masse diesen Raum, wahrscheinlich eine Nährflüssigkeit, deren Herkunft jedoch mir unbekannt geblieben ist. Die Wandung der Ampulle besteht aus niedrigem Epithel.

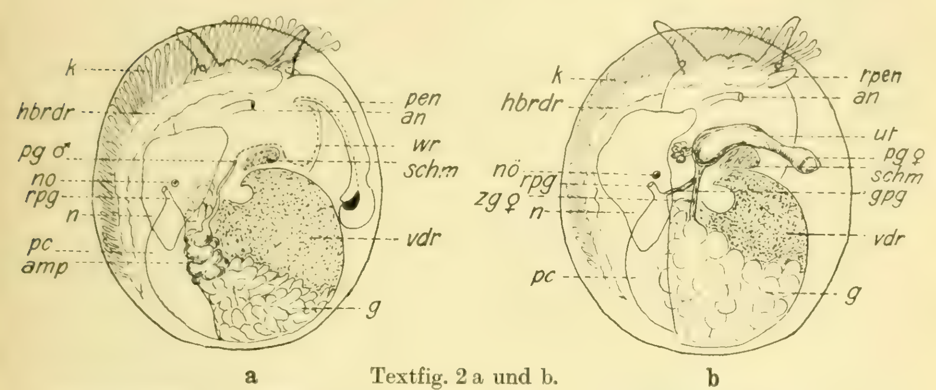
Anschließend wird diese Erweiterung alsdann zum engen »Vas deferens«, das aus höherem, hellem Flimmerepithel mit großen runden oder ovalen Kernen (Taf. V, Fig. 4, *zg*♂ und 5, *zg*) gebildet wird und von einer Bindegewebshülle umgeben ist. Muskelfasern habe ich hier (ebenso wie KLEINSTEUBER [14]) nicht gefunden. So beschaffen, zieht der als Vas deferens funktionierende Zwittergang in ziemlich gerader Richtung unter Magen und Verdauungsdrüse neben der Niere nach vorn und etwas nach rechts, wo er unmittelbar links neben dem Schalenmuskel an der Decke der Mantelhöhle in dieselbe ausmündet (Taf. V, Fig. 1a, *pg*♂, desgl. Textfig. 2a). Nach KLEINSTEUBER (14) mündet hier der Samenleiter noch nicht aus, sondern, wie er sagt, »gelangt zum Schalenmuskel, an dessen vorderen Rand er sich anschmiegt«. KLEINSTEUBER hat offenbar den Anfangsteil der um den Schalenmuskel herum verlaufenden Samenrinne noch für einen Teil des »Vas deferens« angesehen. Ich muß dies hier gleich berichtigen, weil die Lage des Porus genitalis für meine Ausführungen hinsichtlich des protandrischen Hermaphroditismus wichtig ist.



Textfig. 1.
Spermatozoen von *Calyptraea sin.* *asp*, apyrene Spermatozoen; *eusp*, eupyrene Spermatozoen. REICH. Hom. Imm. 1/12, Oc. 4.

An die in Wahrheit also links neben dem Schalenmuskel sich befindende Geschlechtsöffnung schließt sich eine Wimperrinne an, welche an der Decke der Mantelhöhle auf einem Wulst um den Schalenmuskel herum auf die rechte Seite zieht (Textfig. 2a u. 3; Taf. V, Fig. 1a *pwr*). Hier geht sie zum Rande des rechten Halslappens, der wegen seiner Innervierung durch einen Nerv des Pedalganglions als Epipodium zu bezeichnen ist; sie ist von kubischem Flimmerepithel ausgekleidet (Textfig. 4 *wr*). An dem Rande des Epipodiums läuft die Samen-

rinne zum Fuß des Penis und geht an ihm auf der caudalen Seite hinauf (Textfig. 2a und Taf. V, Fig. 1a).



Textfig. 2 a und b.

Situationsbilder von *Calyptraea sin.* a, männliches Stadium; b, weibliches Stadium. Es gelten die allgemeinen Bezeichnungen (S. 229) außerdem für b: *rpen*, rudimentärer Penis.



Textfig. 3.

Der proximale Wimperrinnenteil von *Calyptraea* zweimal angeschnitten, um zu zeigen, wie die Wimperrinne um den Schalenmuskel herum in der Höhe der Mantelhöhle zieht. Allgem. Bez. S. 229. Reich. Obj. 5 Oc. 2.

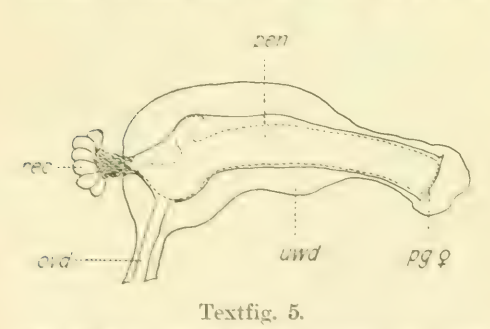
Der Penis von *Calyptraea* stellt ein großes muskulöses Gebilde dar. Er beträgt bei rein männlichen Tieren manchmal $^1/_2$—$^2/_3$ der

Körperlänge. Er sitzt unmittelbar hinter dem rechten Tentakel auf der Grenze von Epipodium und Kopf letzterem an (Textfig. 2a und Taf. V, Fig. 1a, *pen*). Von früheren Autoren merkwürdigerweise übersehen — obwohl von stattlicher Größe — ist ein Gebilde, welches dem distalen Ende des Penis wie der Knopf einer Stecknadel aufsitzt, und das ich als Spitzentasche (Akrotheke) bezeichne. Man könnte es mit einem aufgeschlitzten Ball vergleichen, an dem durch einen bogenförmigen Schlitz ein Wandlappen bis auf eine stielförmige Verbindungsstelle aus der Wand herausgelöst ist (Taf. V, Fig. 1a und 6a u. b, *lap*; Textfig. 2a). Dieser Lappen kann von der Spitzentasche (*spt*) herabhängen oder ins Innere schraubenförmig hineingedreht werden (Taf. V, Fig. 6b, *lap*). Die Samenrinne geht links an dem Ursprunge des Lappens vorbei ins Innere der Tasche. Der proximale Abschnitt des Penis besteht aus Ringmuskulatur und radiären Muskelfasern, zwischen denen Bindegewebe und große Blutlacunen gelagert sind. Letzteres dient wohl zum Schwellen des Penis, wodurch er noch an Größe zunehmen dürfte. Auch die Spitzentasche ist stark muskulös zum Auspressen des in ihr angesammelten Spermas. Drüsen sind bei dieser Species nirgends am Penis vorhanden.



Textfig. 4.

Wimperrinne von *Calyptraea* am Rande des rechten Epipodiums. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5, Oc. 4.



Textfig. 5.

Lage des Penis von *Calyptraea* während der Copula. Schema. Außer den allgem. Bez. *uwd*, Uteruswandung.

Werfen wir noch einen Blick auf die mutmaßliche Funktion der Spitzentasche des Penis! Wahrscheinlich dient sie in der Copula dazu, eine größere Menge Sperma auf einmal zur Verfügung zu haben, zugleich aber auch, um bei der Begattung mit Hilfe des ausgeklappten Lappens und der distalen Hälfte des Taschenrandes einen hermetischen Verschluß gegen Oviduct und den übrigen Uterus zu bilden, da

bei der eigenartigen Beschaffenheit des Receptaculums — sehr enge Schläuche — das Sperma mit Gewalt hineingepreßt werden muß. Textfig. 5 soll zeigen, wie beide genannten Teile sich dabei lagern könnten.

Der weiblich funktionierende Genitalapparat von *Calyptraea* zeigt, obgleich natürlich in den gröberen Zügen dem im männlichen Stadium befindlichen gleichend, doch mehr Umänderungen und Neubildungen, als zu erwarten war. Für die Lage des »Ovars« gilt das bei Besprechung des Hodens (S. 175) Gesagte. Die Gestaltung hat sich aber ein wenig geändert, insofern aus den einzelnen Schläuchen der männlichen Gonade bläschenförmige Follikel geworden sind (Taf. V, Fig. 1b und Textfig. 2b, *g*). Jeder Follikel enthält mehrere dotterreiche Eier. Diese entstehen, wie immer, aus Keimepithelzellen durch enormes Wachstum und Ablösung. Ich möchte mich KLEINSTEUBERS (14) Ansicht anschließen, da mir viele Beobachtungen das gleiche zu zeigen scheinen, nämlich daß jede Epithelzelle zur Eibildung fähig ist, während nach SCHEIDIG (36) für *Crucibulum* von vornherein zwei Sorten von Zellen im Keimepithel vorhanden sind. Kurz vor oder bei Ablösung vom Follikelepithel beginnt die Eizelle eine enorme Dotterabscheidung. Das Dotter erfüllt später in runden und ovalen großen Schollen die Eier so stark, daß sie, durch die Follikelwand eingeschlossen, eng aneinander gepreßt und in ihrer ursprünglich runden Form verändert werden. Hüllen werden hier noch nicht gebildet.

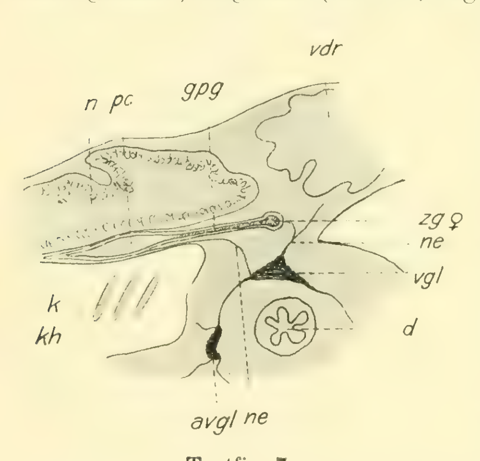


Textfig. 6.
Querschnitt durch den weiblich funktionierenden Zwittergang von *Calyptraea*. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Hom. Imm. 1/12, Oc. 2.

Aus dem »Ovar« zieht sich ohne Windung der kurze »Eileiter« nach vorn. Sein Epithel ist stets in Längsfalten gelegt, sofern er nicht durch ein gerade in ihm sich befindendes Ei gedehnt wird (Textfig. 6). Außen wird er von einer bindegewebigen Hülle umgeben (*bgh*) und Bindegewebsfasern stützen die Längsfalten (*stl*). Nach früheren Autoren sollen in der Nähe der Gonade Muskelfasern in die Hülle eingelagert sein, doch konnte ich dieselben nicht finden, obwohl ich VAN GIESONsche Lösung zum Kenntlichmachen derselben anwandte, eine Reaktion, welche mich sonst nicht im Stich ließ. Auch die beiden

andern (S. 173 angegebenen) Methoden ließen mich keine muskulösen Elemente hier erkennen. — Das Epithel des »Eileiters« besteht aus annähernd kubischen Flimmerzellen (Textfig. 6, *wep*) mit großen Kernen. Auf halbem Wege bis zum anschließenden Uterus mündet von links her der Gonopericardialgang in den weiblich funktionierenden Zwittergang ein.

Seine Lage wird bestimmt 1. durch seine Einmündungsstelle in den Gonoduct (Textfig. 2b und Taf. V, Fig. 1b, *gpg*); 2. durch seine Ausmündung aus dem vordersten Pericardzipfel, aus welchem auch der nach oben zur Niere ziehende Renopericardialgang gegenüber hervorgeht, und an dessen linker Seite die Atrialdrüse (auch Nephridialdrüse genannt) angrenzt (Taf. VI, Fig. 7a—d); 3. dadurch, daß er unter der Niere hinzieht (Textfig. 7); und schließlich 4. durch seine Lagebeziehungen zum Visceralganglion, denn er verläuft etwas hinter und über demselben. Dieses entsendet seinerseits einen Nerv zu der Einmündungsstelle des Gonopericardialganges in den Gonoduct (*ne*), einen zweiten ans Pericard dicht neben die Ausmündungsstelle desselben. Doch innerviert letzterer nicht, wie ich in der vorläufigen Mitteilung glaubte wahrscheinlich machen zu können, hier diese Ausmündung, sondern geht am Pericard entlang zur äußeren Nierenöffnung, deren Sphincter er innerviert.



Textfig. 7.

Schema zur Topographie des Gonopericardialganges. Allgem. Bez. und außerdem *avgl*, accessorisches Visceralganglion, *kh*, Kiemenhöhle; *d*, Darm.

Das Aussehen dieses Ganges gleicht stets dem des »Gonoductes«, auch ist seine Weite derjenigen des weiblichen Ausführganges entsprechend. Ebenso findet man bei Tieren rein weiblicher Funktion das Epithel des Gonopericardialganges in Längsfalten gelegt (Taf. VI, Fig. 7c und Textfig. 8, *gpg*). In einigen Fällen bildete die Ausmündung unseres Ganges dicke drüsige Lippen mit körnigem Secret (Taf. VI, Fig. 8, *drl*); meist jedoch fehlten diese Drüsenanhäufungen und die Ausmündung war nur, wie der ganze Gang, lang bewimpert (Textfig. 8). Ob die Drüsenbildung an dem Gonostom in Beziehung zu setzen

ist zu dem Alter der Tiere oder zu dem jeweiligen Stadium der Gonadenbeschaffenheit, konnte ich trotz der großen Anzahl der untersuchten Tiere nicht einwandfrei feststellen, da von Tieren, die die Gonade mit Dottereiern angefüllt hatten, einige die Drüsenlippe besaßen, andere nicht. Es scheint demnach einfach das Alter der Tiere hierbei maßgebend zu sein.

Schließlich entspricht auch die Histologie des Gonopericardialganges derjenigen des weiblich funktionierenden Zwitterganges. Großes, helles, kubisches Flimmerepithel mit runden, chromatinarmen Kernen bildet die Wandung des Ganges. Die schon erwähnten Längsfalten des Epithels werden von bindegewebigen Septen gestützt. Drüsen finden sich mit Ausnahme der manchmal am Pericard auftretenden Drüsenlippen nicht. Die ebenso wie bei dem »Oviduct« aus Bindegewebsfasern gebildete Hülle (Taf. VI, Fig. 8 und Taf. V, Fig. 5, *fh*)



Textfig. 8.

Gonopericardialgang von *Calyptraea*. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

des Ganges geht kontinuierlich in die Hülle des Pericards, sein Epithel in das Pericardendothel über (Taf. VI, Fig. 8).

Der »Ovidukt« geht nach Einmündung des Gonopericardialganges, ohne Änderung seines Aussehens und seiner histologischen Beschaffenheit, bis links neben den Schalenmuskel. Hier tritt er in einen großen drüsigen Uterus ein (Textfig. 2b und Taf. V, Fig 1b, *ut*). Dieser umfaßt von vorne den Schalenmuskel, indem er ihm ziemlich eng anliegt. Während sein proximaler Teil noch im Eingeweidesack bzw. Mantel liegt, hängt der vor dem Schalenmuskel gelegene Teil in einer Mantelabschnürung frei von der Decke der Kiemenhöhle in diese hinab. Dabei biegt sein vaginaler Teil nach rechts hinten um und ist völlig frei, denn er steht am distalen Ende auch nicht mehr mit dem Mantel in Verbindung. Der Angabe HALLERS (12b), nach welcher die Calyptraeen einen kleinen Uterus besäßen, kann ich nicht beistimmen, da dies Organ bei Tieren von etwa 1 cm Länge an 3 mm mißt.

Seine Gestalt ist nach HALLER »retortenförmig«, doch trifft diese Bezeichnung nur dann das Richtige, wenn man auch die Vagina hinzurechnet (Textfig. 2b; Taf. V, Fig. 1b, *ut*; Taf VI, Fig. 9a, b). Sehr hohes Drüsenepithel bildet seine Wandungen. Von Secreten und Eiern ist er meist prall gefüllt und daher außen faltenlos; im Innern läßt sich allerdings auf Schnitten eine Faltung des Drüsenepithels nachweisen, auch dann, wenn der Uterus von außen ungefaltet aussieht. HALLER (12b) und KLEINSTEUBER (14) zeichnen und beschreiben ihn als äußerlich gefaltet. Ich habe indessen nur einige Male bei makroskopischer Präparation solche Beschaffenheit gefunden (Textfig. 9). Sie wird wahrscheinlich hervorgerufen dadurch, daß die Drüsen in übernormaler Weise ihr Secret abgegeben hatten und gerade eine Ausstoßung von Eiern vor sich gegangen war.

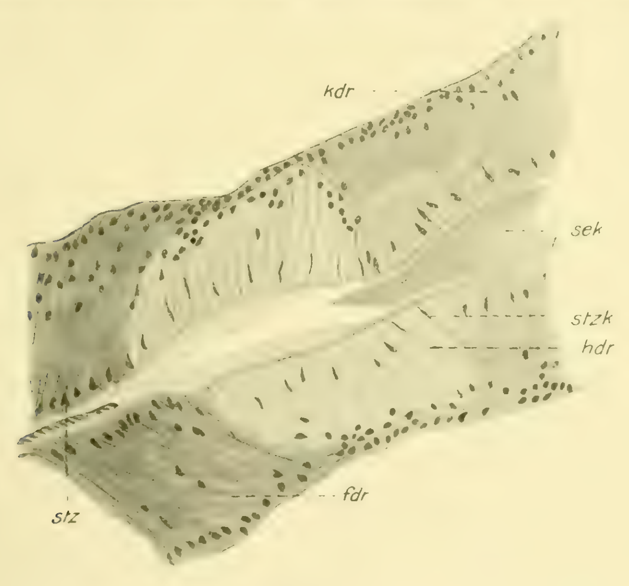
Was die Histologie des Uterus betrifft, so ergibt sich folgendes: Lange Drüsenzellen, deren chromatinarme Kerne (Taf. VI, Fig. 10, d*rk*) ziemlich weit nach außen gelagert sind, machen die Hauptmasse der dicken Uteruswandungen aus. Zwischen ihnen, fast regelmäßig alternierend, sind keilförmige Stützzellen (*stz*) gelagert, welche die Wimpern tragen, die der *Calyptraea*-Uterus ebenso wie der »Oviduct« besitzt. Bei jeder Färbung erscheint eine bestimmte Stelle besonders differenziert. Zumeist wird sie gar nicht oder ganz schwach von den angewandten Farbstoffen tingiert (Textfig. 10; Taf. VI, Fig. 11, *hdrb*). Auch histologisch zeigt diese Stelle Besonderheiten. Die Stützzellen (*stz*) sind hier so von den hellen Drüsenzellen eingeengt, daß von ihnen außer dem sehr länglichen und vom Lumen fortgerückten Kern (*stzk*) sowie der Bewimperung nichts mehr zu sehen ist (Textfig. 10). Manchmal ist keine scharfe Grenze zu den übrigen Drüsenpartien wahrzunehmen (Taf. VI, Fig. 11 *hdr*), in andern Fällen erscheint diese Stelle deutlich begrenzt und im Schnitt knospenförmig zusammengepreßt, so daß die Drüsenzellen der andern Partien sich über sie hinwegdrängen (Textfig. 10). Daß sich in dieser verschiedenen Färbbarkeit und Struktur des Secretes etwa nur verschiedene Secretionsstadien der im Bau



Textfig. 9.
Gefalteter Uterus von *Calyptraea* nach makroskopischem Präparat. REICH. Obj. 3, Oc. 2.

sonst gleichen Drüsen zeigen könnten, ist höchst unwahrscheinlich, da diese Erscheinung in allen Serien in gleicher Weise hervortritt und demnach konstant ist. Man könnte daran denken, daß die bei den Pulmonaten und Opisthobranchiern sich findenden Eiweiß- und Schleimdrüsen hier in den verschiedenen Drüsenbezirken des Uterus wieder zu erkennen wären, doch konnte ich über die chemische Beschaffenheit der Drüsensecrete keine Untersuchungen außer der Farbreaktion anstellen.

So haben wir im Uterus von *Calyptraea* drei Sorten von Drüsen.



Textfig. 10.

Schnitt durch das differenzierte Drüsenband des Uterus von *Calyptraea*. *stz*, Stützzellen; *fdr*, Drüsen mit faserig erstarrtem Secret; *hdr*, Drüsen mit hellem, homogenem Secret; *stzk*, Stützzellkerne; *sek*, Secret; *kdr*, Drüsen mit körnigem Secret. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

Die einen bilden das besprochene Drüsenband. Links von demselben scheiden die Drüsen stark färbbares faseriges Secret aus (Textfig. 10 *fdr*), rechts von ihm sind die Drüsen heller und bereiten körniges Secret (*kdr*). Doch ist der Unterschied dieser beiden letztgenannten Drüsentypen kein starker und nur im Secret bedingt. Die differenzierte Stelle mit homogenem, wenig färbbarem Secret (*hdr*) zeigt dagegen auch strukturelle Abänderungen. Sie durchzieht als mehr oder weniger scharf begrenztes Band den Uterus etwas vor seiner Mitte von oben nach unten (Taf. VI, Fig. 9a u. b), verläuft dann an seinem konkaven Rand nach rechts und zieht kurz vor Beginn des vaginalen

Teiles nochmals, aber schon diffus, quer durch den Uterus. So müssen die Eier nacheinander drei verschiedene Secretmassen passieren, welche sie wahrscheinlich mit verschiedenen Hüllen versehen. Der Versuch, in Schnitten durch abgelegte Eierpakete dieselben wiederzufinden, schlug fehl, weil die mir aus Juni und Juli zur Verfügung stehenden Eier schon in Entwicklung (Furchung und Blastulastadium) sich befanden, und die Hüllen nicht mehr deutlich vorhanden waren.

Nahe an der Einmündung des »Oviductes« in den Uterus findet sich an dessen linker Seite das Receptaculum (Taf. V, Fig. 1b; Taf. VI, Fig. 9a u. b, *rec*; Textfig. 9). Es besteht aus einigen, meist sechs, sehr engen, dicht verschlungenen Schläuchen (Taf. VI, Fig. 12), welche unmittelbar nebeneinander in den Uterus einmünden. In geringer Entfernung von diesem erweitern sie sich sehr zu einer gleichen Anzahl von Blasen (*recbl*), welche das Sperma enthalten. Die Wand der engen Schläuche (die auch als Ausführgänge (*ag*) bezeichenbar sind) besteht aus hellem, kubischem Wimperepithel, die der Blasen aus etwas niedrigerem, wimperlosem Epithel. Hier scheint es der Ernährung der Spermatozoen zu dienen, welche oft mit dem Kopfende der Wandung aufsitzen, manchmal aber auch mit den Köpfen der Einmündung der engen Schläuche zu gerichtet sind (Taf. VI, Fig. 12, *sp'*). Sie sind in letzterem Falle wohl im Begriff, in den Uterus zur Befruchtung zu wandern, welche dort, wie manchmal an dieser Stelle vorhandenes Sperma zeigt, vor sich geht. Die Receptaculumschläuche werden von muskulösen Fasern (Taf. VII, Fig. 13, *mf*) umgeben und in ihrer Gesamtheit von Bindegewebe (*bgw*) zusammengehalten; die spermahaltenden Blasen sind ohne muskulöse Hülle. Durch diese Beschaffenheit des Receptaculums wird es notwendig, daß der Penis die auf S. 178 erwähnte Komplikation aufweist, um bei der Copula (Textfig. 5) durch so feine Schläuche Sperma in die Receptaculumblasen gelangen lassen zu können.

Der Uterus wird rechtsseitig schlanker, sein Drüsenepithel niedriger. Er geht alsdann in einen engen Halsteil (Vagina) über (Taf. V, Fig. 1b, *vag*; Textfig. 2b), in dem die Drüsen nach und nach verschwinden und nur hohes Wimperepithel bleibt. Dieser vaginale Teil hängt in einem Bruchsack des Mantels frei in die Mantelhöhle hinein. Er biegt nach hinten um, so daß er rechts vom Schalenmuskel zu liegen kommt. Der schlitzförmige Porus genitalis (Taf. V, Fig. 1b; Textfig. 2b, *pg* ♀) befindet sich auf einer papillenartigen Vorragung und ist nach unten gerichtet (Taf. VI, Fig. 9a, *pap*).

Interessant werden diese einfachen Verhältnisse, wenn man die Umwandlung bzw. Neubildung der Organe bei dem Übergang vom männlichen zum weiblichen Stadium verfolgt. Bei der großen Anzahl der mir zu Gebote stehenden Calyptraeen war es mir möglich, alle Übergänge und Veränderungen des Gesamthabitus, Umbildung und Neubildung der Organe untersuchen zu können.

Die Körpergröße von Männchen und Weibchen schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen. So betrug sie bei meinen Tieren 1,0 bis 15,5 mm, wobei stets der größte Durchmesser des Mantels nach der Entkalkung gemessen wurde. Dabei fällt es auf, daß der Penis bei Tieren von 1,4—3 mm am größten ist; bei größeren Exemplaren wird er relativ und absolut kleiner und kleiner, so daß er bei Tieren von etwa 3,5 mm an nur noch als kleiner, meist recht unbedeutender Zipfel unmittelbar hinter dem rechten Tentakel zu sehen ist. Aber bei allen diesen größeren Tieren ist entgegen andern Angaben stets noch ein Rudiment des Penis vorhanden und mit der Lupe selbst noch bei den allergrößten Exemplaren wahrnehmbar. Bei einigen wenigen Tieren in der Größe von 1,0—1,4 mm war kein ausgebildeter Penis vorhanden. Auf Schnittserien fand sich dann, daß diese Tiere nicht geschlechtsreif waren; vielmehr war die Gonade noch ganz unentwickelt, und der Gonoduct stellte einen sehr engen Gang ohne Ampulle dar. Auch war der Körper auffallend lang bewimpert, besonders in der Kiemenhöhle. Diese kleinsten Tiere zeigten also Unterschiede gegenüber denen des männlichen Stadiums, die darauf schließen lassen, daß es sich bei ihnen um Jugendstadien handelt.

Die Größe der geschlechtsreifen Tiere männlicher Funktion schwankt zwischen 1,4 und 3 mm. Die Länge ihres Penis beträgt ungefähr $^1/_2$ der Körpergröße. Ihre Gonade befindet sich in Spermatogenese; doch bezeichne ich sie auch dann noch als Tiere männlicher Funktion, wenn schon einzelne Ovocyten, wie dies bei größeren Exemplaren regelmäßig der Fall ist, zwischen die Stadien der Spermatogenese eingelagert sind.

Die Größe meiner Übergangstiere bewegt sich zwischen 2,5 und 5,5 mm, wobei aber die größeren in bezug auf Gonade schon fast weiblich sind; jedoch tragen sie im Besitze einer spermagefüllten oder doch Secret enthaltenden Ampulle und eines zwar kleinen Penis noch Reste männlichen Charakters an sich. Der Penis erhält sich im Zwitterstadium der Gonade recht lange normal ausgebildet, was wohl damit zusammenhängt, daß eine Latenzperiode zwischen männlicher und weiblicher Funktion nicht eintritt. Es könnte daher das Tier vielleicht

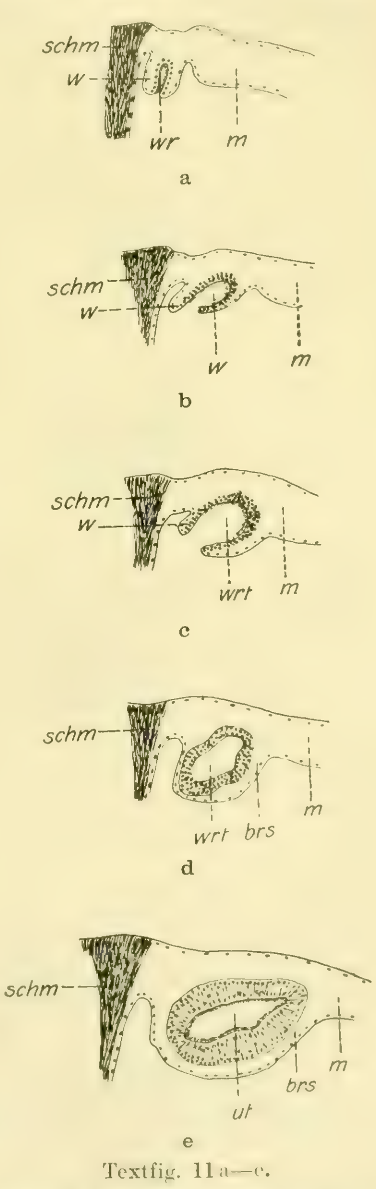
so lange als Männchen copulieren, bis das letzte Sperma der Ampulle ejaculiert ist. Dagegen spricht aber, daß die Spitzentasche des Penis schon Rückbildungen zeigt, vor allem aber, daß die geringere Größe des Penis eine Copulation mit Erfolg ausschließt, da er nicht bis zum Receptaculum des Partners durch den großen Uterus hindurch vordringen kann.

Mit dem Ausstoßen des letzten Spermas und dem darauf sicher plötzlich eintretenden Verstreichen der Ampulle, wodurch Material zum Erweitern des Gonoductes gewonnen wird, ist das Tier sofort im Stadium eines funktionsfähigen Weibchens, zumal da der Uterus, wie wir unten sehen werden, sich inzwischen nach und nach herangebildet hat. Die weiblichen Exemplare haben eine Größe von 3,7 bis 15,5 mm. Es gibt also Tiere weiblicher Geschlechtsfähigkeit, welche kleiner, und solche männlicher Geschlechtsfähigkeit, welche größer sind als Übergangstiere; »Männchen« sind aber nie größer als »Weibchen«. Man sieht hieraus, daß günstigere oder ungünstigere Lebensbedingungen auch hier bei der Körperentwicklung eine Rolle spielen und nicht stets mit Sicherheit von der Größe des Tieres auf seine Geschlechtsfähigkeit geschlossen werden kann.

Betrachten wir nun die Umbildung der Gonade und des Gonoductes! In Lage, Größe und Aussehen bleibt die Zwitterdrüse, ob sie als Ovar oder Hoden funktioniert, ziemlich gleich. Die Ausdehnung ist zwar ein wenig beträchtlicher im weiblichen Stadium, und die Schläuche des »Hodens« wandeln sich zu kugeligen Follikeln um. Das Keimepithel produziert dann allmählich statt Spermatogonien Ovogonien (vgl. S. 179). Diese innere Umbildung der Gonade zeigt sich zuerst bei älteren Männchen, bei denen während der Spermatogenese schon vereinzelt hier und da im Hoden Ovocyten auftreten (Kuschakewitsch [19] gibt dies auch für *Conus* und *Vermetus* an). Diese Ovocyten liegen scheinbar ohne Funktion für spätere Zeiten da. In einem Falle sah ich allerdings viele, noch nicht völlig umgewandelte, haarförmige Spermatozoen mit dem Kopfende einer solchen Ovocyte aufsitzen, wie es bei Opisthobranchiern ja gewöhnlich ist. Dies legt den Gedanken nahe, daß dieselbe hier vielleicht als Nährzelle benutzt und verbraucht wird. Doch habe ich die Frage der Basalzellen, da außerhalb des Rahmens meiner Arbeit, nicht eingehend untersucht. Im Übergangsstadium häufen sich die Ovocyten in allen Follikeln stark, und doch findet man oft noch alle Entwicklungsstadien der Spermatozoen in denselben Follikeln. Bei Beginn der weiblichen Gonadenfunktion hört dann die Bildung neuer Spermatogonien völlig

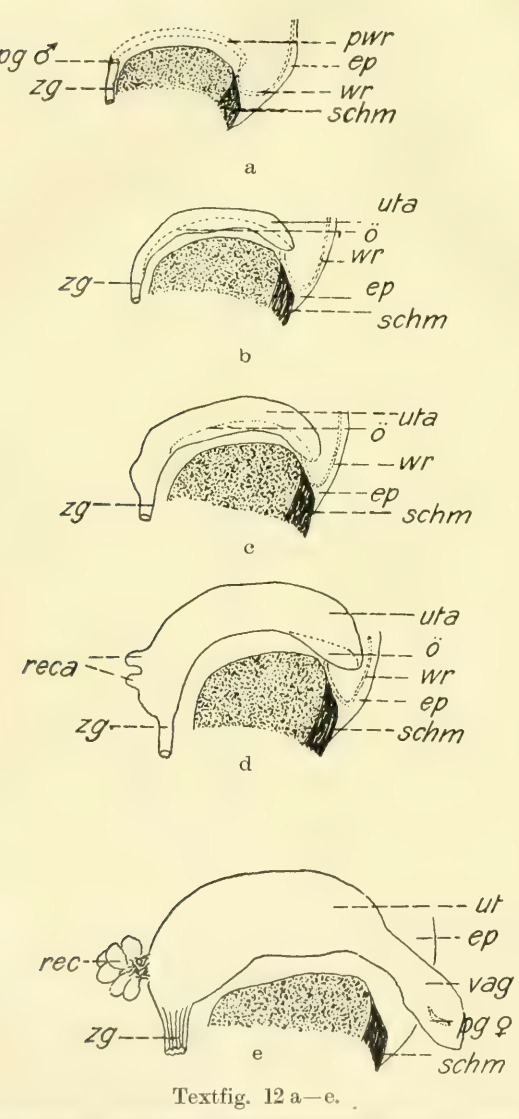
auf; das letzte reife Sperma füllt die Ampulle, um baldmöglichst abgegeben zu werden. Nach Ejaculation des letzten Spermas verstreicht die Ampulle, wie gesagt, wahrscheinlich plötzlich (vgl. *Crepidula* S. 199ff.), denn ältere Zwitter besitzen eine Ampulle fast in derselben Mächtigkeit wie die Männchen, da sie ja bis zuletzt benutzt wird. Übergänge in bezug auf die Größenabnahme der Ampulle habe ich nicht gefunden.

Wie wir sahen (S. 176), liegt der Porus genitalis im männlichen Geschlecht unmittelbar links neben dem Schalenmuskel in der Höhe der Mantelhöhle. Der Anfangsteil der Samenrinne verläuft auf einem Wulst (Textfig. 11a—e, *w*), vorn vor dem Schalenmuskel herum (Taf. V, Fig. 1a; Textfig. 2a), auf dessen rechte Seite und von hier aus rechts am Muskel auf das Epipodium herab (Textfig. 12a, *ep*). Interessant ist nun, daß bei der Umbildung zu weiblicher Geschlechtsfunktion während der Übergangsstadien dieser proximale Teil der Samenrinne (Textfig. 12a, *pwr*), der vor dem Columellarmuskel gelegen ist, zum Uterus wird. Ich konnte diesen Prozeß in allen seinen Stadien feststellen. Bei älteren Männchen, deren »Hoden« schon einige Ovocyten enthält, vertieft sich dieser Samenrinnenteil mehr und mehr (Textfig. 11b). Im Zwitterstadium wird dies Stück der Wimperrinne auch weiter und erscheint im Schnitt (Textfig. 11c, *wrt*) tiefer in den Mantel eingesenkt. Es häufen sich in diesem Stadium die Kerne,



Textfig. 11a—e.
Schema der Uterusentwicklung. Allgem. Bez. und *brs*, Bruchsack des Mantels; *wrt*, Wimperrinnentasche = Anlage des Uterus.

und die Zellgrenzen verschwinden, auch die Bewimperung ist dann nicht mehr vorhanden (Taf. VII, Fig. 14a—h, *utan*). Schon die starke Kernanhäufung spricht dafür, daß wir es hier mit einem noch nicht fertigen Organ zu tun haben. Unter den Kernen lassen sich im Stadium der Taf. VII, Fig. 14 dunklere und hellere unterscheiden; vielleicht zeigt sich hierin die beginnende Differenzierung in Stütz- und Drüsenzellen. Teilungsspindeln habe ich an dieser Stelle nicht gefunden, ebenso wie auch in andern Organen meiner Tiere nicht, wo ein Wachstum mit Bestimmtheit stattfindet. Ob dies nur daran liegt, daß die Tiere schon durch die Reise von Neapel in engen Glastuben, bzw. bei dem an Ort und Stelle fixierten Material durch Vorbehandlung in schwachen Cocainlösungen und durch Warmstellen ermattet waren, oder ob die Mitosen auch am Normalen plötzlich und periodenweise vor sich gehen, muß ich dahingestellt sein lassen.



Textfig. 12 a—e.

Schema der Uterusentwicklung (nach Rekonstruktionen). Allgem. Bez., daneben: *pwr*, proximaler Wimperrinnenteil; *uta*, Uterusanlage; *ö*, ihre Öffnung; *reca*, Receptaculumanlage.

Kleinsteuber (14) ist in seinem Falle, wo er in der Spermatogenese Mitosen vermißt, letzterer Ansicht.

Größe und Gestalt der vertieften und erweiterten Samenrinne ändern sich nun während des Überganges zur weiblichen Geschlechtsfähigkeit weiter kontinuierlich. Taf. VII, Fig. 14a—h und das Schema (Textfig. 11a—e) mögen diese Umwandlung demonstrieren. Textfig. 3 (S. 177) zeigt in zwei Anschnitten den schon vertieften proximalen Teil der Samenrinne beim Übergang zum Zwitterstadium. Die schematischen Abbildungen (Textfig. 11a—e) geben Teile von Sagittalschnitten durch Tiere verschiedener Geschlechtsfähigkeit wieder, die bei der Querlagerung des sich entwickelnden Uterus Querschnitte durch die Samenrinne (*a*), verschieden ausgebildete Uterusanlagen (*b*, *c*, *d*) und einen fertigen Uterus (*e*) geben. Man sieht die zunehmende Vertiefung der Rinne (*a* u. *b*) zur Tasche (*c* u. *d*) und das Mächtigerwerden des Wulstes (*a*, *w*), auf dem beim »Männchen« die Samenrinne verläuft, bis aus ihm der frei in die Kiemenhöhle hineinhängende Bruchsack des Mantels geworden ist, der den Uterus enthält (Textfig. 11 *d* und *e*, *brs*). Zur Ergänzung gebe ich in Textfig. 12 *a*—*e* die rekonstruierten Längsschnitte des sich entwickelnden Gebildes. In *a* sehen wir den Teil der Samenrinne, welcher vor dem Schalenmuskel verläuft und dann an seiner rechten Seite auf das Epipodium (*ep*) herabgeht. In *b* und *c* haben wir die taschenförmige Vertiefung der Rinne, doch ist dies Gebilde noch in ganzer Länge schräg nach hinten und unten offen. In zunehmendem Maße schließt sich in *d* die stark vergrößerte Tasche, doch ist rechts noch eine erhebliche Öffnung (ö) zum Austreten des Spermas in die darunter verlaufende Wimperrinne (*wr*) vorhanden. Schließlich in *e* haben wir einen jungen Uterus vor uns, der einen verlängerten vaginalen Teil bekommen hat, und dessen enger Porus genitalis sich nach unten öffnet. Taf. VII, Fig. 14 *a*—*h* gibt Schnitte aus der Serie eines Übergangstieres wieder, welches in seiner Uterusentwicklung dem Schema (Textfig. 11, 12 *d*) entsprechen würde. Man sieht die Tasche hier schon in größter Ausdehnung geschlossen, soweit sie vor dem Schalenmuskel gelegen ist. Auch die enorme Kernanhäufung, die Differenzierung in hellere und dunklere Kerne und die diesem Stadium fehlende Bewimperung ist auf dieser Abbildung zu sehen. Durch alle diese Übergangsformen des proximalen Samenrinnenteils bis zum fertigen Uterus ist erwiesen, daß hier die Uterusbildung als eine Neubildung erfolgt mit Benutzung einer Mantelhöhleneinstülpung (Wimperrinne, s. theoretischer Teil S. 221).

Auch die Bildung des Receptaculums mußte sich notwendigerweise in Übergangsformen finden lassen, da es ja im männlichen Geschlecht noch nicht vorhanden ist. Ich fand bei einigen Übergangs-

tieren, daß das Receptaculum als Ausstülpungen am unfertigen Uterus entsteht. So war dessen Wand bei jungen Zwittern an der späteren Entwicklungsstelle des Receptaculums vorgewölbt (Textfig. 12c); bei älteren Übergangstieren fanden sich hier einige (zwei bis vier) schlauchförmige Ausstülpungen (Textfig. 12d *reca*). Taf. VII, Fig. 14c—e gibt Schnitte durch diese Receptaculumanlagen (*reca*). Diese Schläuche sind noch in ganzer Länge von annähernd gleichem Lumen. In ihren Wandungen sind die Kerne so dicht gelagert, daß kein Zellplasma zu sehen ist. Auch die Bewimperung fehlt noch, die sich später in dem engen Teil der Schläuche ebenso wie im Uterus zeigt. Später werden dann die Receptaculumschläuche proximal englumig und von kubischem Wimperepithel ausgekleidet, ihre Enden dagegen zu unbewimperten, Sperma enthaltenden Blasen. Ihre Zahl beträgt dann fast stets sechs.

Wir sahen, daß den Tieren weiblicher Funktion ein Gonopericardialgang zukommt, den männlich funktionierenden Tieren aber nicht. Man sollte meinen, irgendeine Anlage des Gonopericardialganges müsse sich auch schon bei letzteren finden, denn wir haben, wie ich im theoretischen Teil erörtern werde, in ihm wohl sicher ein phylogenetisch altes Organ vor uns (S. 220). Bei Tieren rein männlicher Funktion fand sich aber keine Spur von ihm und ich konnte unzweifelhaft feststellen, daß er erst bei der Umwandlung der Geschlechtsfunktion angelegt wird, also auch entwicklungsgeschichtlich des Interessanten nicht entbehrt. Die ersten Anlagen des Gonopericardialganges treten sichtbar als lockere, faserartige Mesenchymzellen auf, wenn das männlich funktionierende Tier durch Einlagern einzelner Eizellen im Hoden beginnende Zwittrigkeit zeigt (Taf. V, Fig. 4, *adg*). Nachstehende statistische Aufstellung veranschaulicht das Auftreten des Gonopericardialganges, bzw. seiner ersten bestimmt nachweisbaren Anlagen in den Geschlechtern.

Geschlechts-Funktion		♂	♂ mE[1]	⚥	♀	SS.
Es wurden geschnitten		18	12	10	22	62[2]
Gonopericardialgang bzw. seine ersten Anlagen	vorhanden	1*	6*	6*+1	22	36
	nicht vorh.	14	4	—	—	18
unentschieden		3	2	3	—	8

[1]) ♂ mE bedeutet, daß vereinzelte Eizellen im Hoden vorhanden sind, die Ausführgänge aber noch rein männlich sind.

[2]) Das Vorhandensein des Gonopericardialganges wurde hier auch bei makroskopischer Präparation vieler Tiere des weiblichen Stadiums nachgewiesen.

* Der Gonopericardialgang ist hier nur als Anlage (aneinandergereihte Mesenchymelemente oder Epithelstrang) vorhanden.

Daß ich in dieser Tabelle mehrfach unentschieden gelassen habe, ob eine Anlage des Gonopericardialganges vorhanden sei oder nicht, liegt teils daran, daß einige Serien zerrissen waren an den betreffenden Stellen, teils, weil in den frühesten Stadien seiner Entwicklung es überhaupt oft schwierig zu entscheiden ist, ob eine Anlage des Ganges in Gestalt eines Bindegewebsstranges vorliegt, oder ob nur durch zufälliges Zusammentreffen mehrerer Mesenchymelemente, wie sie überall zerstreut liegen, ein Faserstrang vorgetäuscht wird.

Als erste Anlage unsres Ganges reihen sich also im männlichen Geschlecht Bindegewebszellen aneinander und überbrücken mehr oder weniger fest den Raum zwischen dem »Vas deferens« und dem vordersten Pericardzipfel. (Taf. V, Fig. 4, *adg*) Die Topographie ist natürlich dieselbe wie die des fertigen Gonopericardialganges. Von beiden Seiten scheint das Aneinanderreihen der Bindegewebselemente ziemlich gleichmäßig zu geschehen. Bei Übergangstieren ist aus diesem Strang der Mesenchymzellen ein kompakter Epithelstrang geworden (Taf. V, Fig. 5). Man sieht hier bereits, wie sowohl das Endothel des Pericards in das Epithel des Stranges, als auch die muskulöse Pericardhülle in seine von Muskelfasern gefestigte Hülle, und diese wiederum in die Hülle des Zwitterganges übergeht. Diese Verhältnisse werden am fertigen Gang (Taf. V, Fig. 8, 7a—d; Textfig. 8) noch deutlicher. In dem Epithelstrang (Taf. V, Fig. 5) liegen Fasern (*fs*), deren Beschaffenheit ich nicht mit Sicherheit feststellen konnte. Zellgrenzen sind in diesem Entwicklungsstadium des Ganges nicht zu erkennen; die Kerne des Epithels sind chromatinreich und liegen sozusagen ungeordnet. Die Kerne der fasrigen Hülle (*fh*) und die der eingelagerten Faserstränge (*fs*) sind größer, heller und länglich. In dieser Beschaffenheit finden wir den Gonopericardialgang bei Übergangstieren. Erst bei fast weiblichen Tieren bekommt dieser Epithelstrang ein Lumen, und erst im rein weiblichen Stadium wird er bewimpert (Textfig. 8, S. 181). Auch dann erst legt er sich in Längsfalten wie der Oviduct (Taf. VI, Fig. 7b u. c; Textfig. 8), und noch später bekommt er drüsige Lippen (Taf. VI, Fig. 8) an seiner Ausmündung aus dem Pericard. Taf. VI, Fig. 7a—d gibt einige Schnitte ein und derselben Serie wieder, zur Veranschaulichung des fertigen Ganges und seiner Lagebeziehungen zum Renopericardialgang (*rpg*), zur Niere (*n*) und zum Visceralganglion (*vgl*).

Als Übersichtsbild der gesamten Umwandlung, bzw. Neubildung der Geschlechtsorgane von *Calyptraea* im Übergang des männlichen Stadiums zum weiblichen möge folgende Tabelle dienen (s. S. 192 und 193).

Funktion der Gonade	Größe der Tiere	Gonodukt	Gonopericardialgang	Samenrinne
Rein männlich: nur in Spermatogenese	1,4 bis 3 mm	englumiger Gang mit weiter Ampulle	nicht vorhanden	verläuft vor dem Schalenmuskel, an ihm auf das Epipod. hinab, an dessen Rande zum Penis und an diesem hinauf
In Spermatogenese, aber auch einzelne Ovocyten vorhanden	2 bis 3,5 mm	wie oben	seine ersten Anlagen in Gestalt aneinander gereihter Mesenchymzellen	Anfang einer Gliederung im proximalen Teil, soweit sie den Schalenmuskel umzieht; das Übrige wie oben
Zwittrig: gleichzeitig in Spermato- u. Ovogenese	2,5 bis 5,5 mm	erweitert, Ampulle noch vorhanden	Zellstrang ohne Lumen mit Differenzierung einer Hülle	der proximale Teil bildet die Uterusanlage; das Übrige wie oben
Rein weiblich: nur in Ovogenese	3,7 bis 15,5 mm	weit, und sein Epithel in Längsfalten gelegt. Ohne Ampulle	Bewimperter Gang vom Aussehen des Gonoductes. Sein Epithel meist auch in Längsfalten gelegt	der proximale Teil erhält sich im Uterus, das Übrige schwindet

2. *Crepidula unguiformis.*

Mit wenigen Abweichungen finden wir die soeben geschilderten Verhältnisse des Genitalapparates bei *Crepidula* wieder.

Die Zwitterdrüse zeigt ein etwas abweichendes Lagerungsbild wie bei *Calyptraea*; auch ist das Gefüge der im männlichen Stadium schlauchförmigen, im weiblichen Stadium bläschenförmigen Follikel lockerer. Sie dringt in die Verdauungsdrüse ein und zerlegt diese in drei Lappen. Nach KLEINSTEUBER (14), dem ich hier beistimme, »zieht die Gonade links unter der Atemkammer hin und nimmt die ganze linke Hälfte des Eingeweidesackes ein, grenzt nach rechts hinten an den Magen, steht unter dem Magen mit dem rechts von diesem Organ liegenden Abschnitt in Verbindung und sendet schließlich vor dem ersten Darmabschnitt einen Zipfel nach rechts«. Bei männlicher

Uterus	Porus genitalis	Receptaculum	Penis
statt seiner d. proximale Teil der Samenrinne vor dem Schalenmuskel	links vom Schalenmuskel	nicht vorhanden	Größe $1/2$—$2/3$ der Körperlänge. Mit Spitzentasche
Vertiefung des proximalen Teiles der Samenrinne	wie oben	nicht vorhanden	Größe etwa $1/2$ der Körperlänge. Mit Spitzentasche.
der proximale Teil der Samenrinne vertieft sich zur fast geschlossenen Tasche. Differenzierung der Kerne	vor oder rechts vom Schalenmuskel je nach Ausbildung u. Schließen der Samenrinnentasche	Ausstülpung einiger weiter Schläuche von der Uterusanlage aus; diese unbewimpert	etwa so groß wie ein Tentakel. Spitzentasche mehr oder weniger rückgebildet
großer drüsiger Uterus mit vaginalem Fortsatz. Differenzierte Drüsenpartien	rechts vom Schalenmuskel auf frei in die Mantelhöhle herabhängender Papille	etwa 6 enge Kanälchen, welche in einiger Entfernung vom Uterus zu weiten spermahaltenden Blasen werden. Bewimperung nur in den engen Kanälchen	als unbedeutendes Rudiment stets vorhanden, seltener halb so groß wie ein Tentakel. Spitzentasche nicht vorhanden

Funktion besitzt die Gonade eine etwas geringere Ausdehnung. In den Schläuchen der Gonade erfolgt die Spermatogenese in derselben Weise wie bei *Calyptraea* (vgl. S. 175). Die auch hier nur in der Gonade und in geringer Zahl vorkommenden atypischen Spermatozoen fallen durch ihre Größe auf und sind oligopyren (Textfig. 13, *asp*).

An die männliche Gonade schließt sich eine große Ampulle an (Taf. V, Fig. 2a, *amp*), welche durch Erweiterung und Aufknäuelung des proximalen Teiles des Zwitterganges ihre Entstehung genommen hat. Diese gröbere Morphologie ist schon durch Kleinsteuber (11) bekannt. Die Ampulle, welche in ihrer Ausdehnung fast noch mächtiger ist als die von *Calyptraea*, enthält ebenso wie dort Sperma und ein hier mehr faserig erstarrtes Secret unbekannter Herkunft. Am Ampullenepithel konnte ich im Gegensatz zu Kleinsteuber keine Bewimperung finden. Sodann verläuft der Zwittergang, hier als Samen-

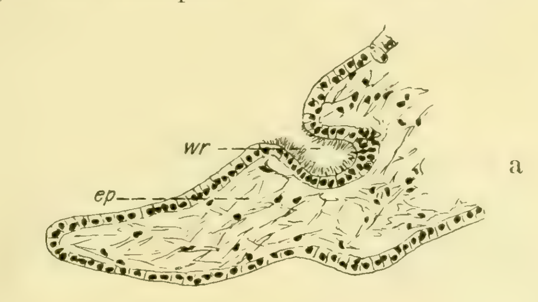
leiter funktionierend, in gleicher Weise wie bei *Calyptraea*, ohne größere Windungen nach vorn, wo er, entgegen KLEINSTEUBERS Angabe, links vom Schalenmuskel und etwas mehr hinter diesem zurück als bei *Calyptraea*, in die Mantelhöhle ausmündet (Taf. V, Fig. 2a, *pg* ♂). Im Querschnitt ist der Zwittergang im männlichen Geschlecht kreisrund; eine schwache Bindegewebshülle umgibt sein kubisches Wimperepithel. An den Porus genitalis schließt sich im männlichen Geschlecht die Wimperrinne (*wr*) an, welche aber bei *Crepidula* nicht den Bogen um den Schalenmuskel an der Decke der Mantelhöhle ausführt, sondern sofort, an ihm von links nach rechts herabziehend, auf das rechte Epipodium tritt. Sie ist nur wenig tiefer als bei *Calyptraea* (entgegen KLEINSTEUBER [14]) und von kubischem Wimperepithel ausgekleidet (Textfig. 14a u. b). Sie verläuft am Rande des Epipodiums zum Penis und an dessen Unterseite hinauf bis zur Spitze (Taf. V, Fig. 2a, *wr*). Der Penis ist ein kompaktes muskulöses Gebilde ohne Spitzentasche, dafür jedoch distal zugespitzt (Taf. V, Fig. 2a u. Taf. VII, Fig. 15). Er sitzt an der Grenze von Epipodium und Kopf unmittelbar hinter dem rechten Tentakel dem Kopf an. An seiner Basis finden sich acinöse Einzeldrüsen (Taf. VII, Fig. 15, *edr*), an seiner Spitze ein Wulst von Drüsen (Taf. VII, Fig. 15 u. 16, *drw*), zwischen denen die Wimperrinne verläuft. Diese Drüsen an der Penisspitze (Taf. VII, Fig. 17) haben große, runde Kerne an ihrer Basis, dazwischen nahe der freien Fläche einzelne längliche Kerne mit den Resten von Stützzellen (*stz*). Man kann zwei verschiedene Zelltypen unterscheiden, größere voll Secretkörnchen (*kdr*) und schmälere, dunklere mit homogenem Inhalt (*hdr*), welche vielleicht Zellen in Ruhephase darstellen. Der Körper des Penis wird von transversalen und längsgerichteten Muskelfasern durchzogen (Taf. VII, Fig. 15 u. 16). Zwischen den Muskeln bleiben Räume, welche schwammiges Bindegewebe (Taf. VII, Fig. 15, *bgw*) und leere Blutlacunen (Taf. VII, Fig. 16 *bl*) zum Schwellen des Organs enthalten. Diese Gestaltung

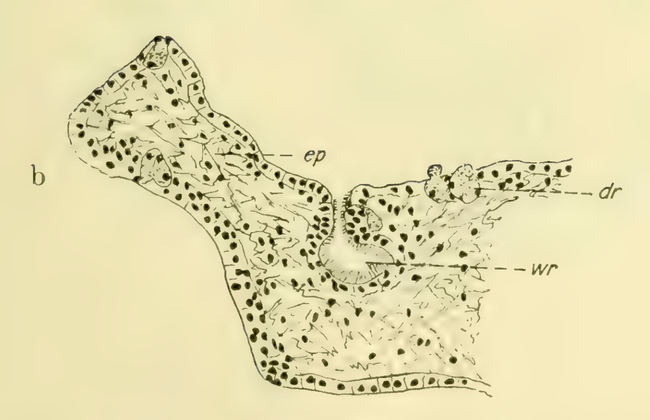


Textfig. 13.
Spermatozoen von *Crepidula*. *eusp*, eupyrene, *asp*, apyrene Spermatozoen. Reich. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 4.

des Penis ist, wie wir später (S. 199) sehen werden, für die Copulation von Wichtigkeit.

Bei der weiblichen Geschlechtsfähigkeit erfüllt die Gonade, in Gestalt vieler locker aneinander gereihter Bläschen, fast denselben Raum, wie als Hoden mit schlauchförmigen Follikeln (Taf. V, Fig. 2b, *g*). Die Ovogenese vollzieht sich in derselben Weise wie bei *Calyptraea* (S. 179). Das Keimepithel ist etwas höher.





Textfig. 14a und b.
Wimperrinne von *Crepidula* am Rande des rechten Epipodiums. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5, Oc. 4.

Der kurze, hier als Oviduct funktionierende Zwittergang wird von hellem, kubischem Wimperepithel gebildet, welches in Längsfalten gelegt und von einer schwachen bindegewebigen Hülle überzogen ist. Textfig. 6, S. 179 gibt einen Schnitt durch den Oviduct von *Calyptraea* wieder; dasselbe Bild ist auch für *Crepidula* typisch. Textfig. 15 (*ovd*) zeigt neben dem Uterus den »Oviduct« von *Crepidula*. So beschaffen zieht der weiblich wirkende Zwittergang nach vorn, nimmt auf halber

Länge den Gonopericardialgang (Taf. IX, Fig. 2b, *gpg*) auf und gelangt an die linke Seite des sehr weit rechts im Tier gelegenen Schalenmuskels. Der Gonopericardialgang ist ein wenig kürzer und weiter als bei *Calyptraea*; in seiner Topographie und gröberen histologischen Beschaffenheit aber ganz dem von *Calyptraea* entsprechend. Daneben zeigt sich hier eine eigenartige Komplikation. Der Gonopericardialgang und desgleichen der Teil des »Oviduktes« von seiner Einmündung bis zur Mündung in den Uterus ist stets von bläschenförmigen Gebilden aufgetrieben (Textfig. 16; Taf. VII, Fig. 18). Es sind dies offen-



Textfig. 15.

Schnitt durch den Uterus von *Crepidula*, dem der Oviduct (*ovd*) eng anliegt. Allgem. Bez., außerdem: *stzk*, Stützzellkerne; *bdr*, becherförmige Drüsen; *bgh*, Bindegewebshülle. Reich. Obj. 5, Oc. 4.

bar einzellige Drüsen, welche die übrigen Epithelzellen auseinander drängen, wobei sie zu unregelmäßigen Gebilden (Taf. VII, Fig. 18, *w*) heranwachsen und weit in das Lumen der beiden Gänge hineinwuchern. Mehrere der Epithelzellen legen sich um eine solche Drüse herum und es sieht dann oft aus, als wenn sie ein niedriges Epithel (*psep*) um sie bildeten. Diese Drüsen enthalten ein feinkörniges Secret (*sekr*), das sich mit Eisenhämatoxylin hellblau färbt. Thioninfärbung ergab die lila Farbreaktion, wie es für Schleimdrüsen der Fall ist. Taf. VII, Fig. 18 gibt den extremsten Fall dieser Drüsen- und Epithelwucherung wieder, Textfig. 16 einen nicht so auffallen-

den, aber häufigeren Fall. Bilder wie Taf. VII, Fig. 18 legen den Gedanken nahe, daß hier pathologische Erscheinungen, eventuell nach Infektion, vorliegen. Doch da diese Wucherungen bei allen meinen Exemplaren von *Crepidula* mehr oder weniger auftreten, müßten alle Tiere der Fundstelle infiziert sein. Es wäre auch kaum anzunehmen, daß solche Schleimdrüsenbildung als Folge einer Krankheit auftreten könnte, so daß sie also doch als normal angesehen werden müßte. Drüsenlippen an der Ausmündung aus dem Pericard, wie wir sie manchmal bei *Calyptraea* fanden, fehlen hier stets; dafür sind aber bei allen von mir geschnittenen Tieren weiblicher Funktion diese bläschenförmigen Drüsen vereinzelt oder in großer Menge im »Oviduct« und Gonopericardialgang vorhanden.



Textfig. 16.

Gonopericardialgang und Nephrostom von *Crepidula*; in ersterem geringe Schleimdrüsenwucherungen. *schldr*, Schleimdrüsen; *n*, Niere; *nst*, Nephrostom. REICH. Obj. 7a, Oc. 2.

Bald nach Aufnahme des Gonopericardialganges mündet im weiblichen Geschlecht der Zwittergang in den Uterus, dem er vor der Einmündung erst eine kurze Strecke eng anliegt (Textfig. 15). Der Uterus ist ein großes drüsiges Gebilde von eiförmiger Gestalt (Taf. V, Fig. 2b, *ut*) mit einem daran anschließenden, ziemlich langen, engen vaginalen Teil (*vag*). Er liegt links neben dem Schalenmuskel, und der vaginale Teil zieht sich nach vorn und etwas rechts, so daß der Porus genitalis (*pg* ♀) vor dem Schalenmuskel liegt. Der Uterus ist oft kräftig gefaltet. Seine Wandung besteht aus verschieden hohem Drüsenepithel, dessen Stützzellen aber bis auf den Kern verschwunden sind (Textfig. 15 *stzk*). Eine Bewimperung fehlt deshalb dem Uterus von *Crepidula* völlig. Im Anfangsteil des Uterus fallen einige vereinzelt ins Drüsenepithel eingelagerte Drüsen durch ihre Größe und abweichende Färbbarkeit auf (Textfig. 15, *bdr*; Taf. VIII, Fig. 19). Diese Drüsenzellen haben ihre größte Breite in einiger Entfernung vom Lumen des Uterus und laufen dann basalwärts kegelförmig zu. Die

Spitze dieses Kegels nimmt der ebenfalls kegelförmige große Kern völlig ein. Man sieht hier gut, wie das körnige Secret der Drüse (Taf. VIII, Fig. 19 *sekr*) an der Grenze von Kern und Cytoplasma gebildet wird. An den Seiten der Drüsenöffnung befinden sich kleine keilförmige Stützzellen (*stz*), welche vielleicht die Drüsenöffnung verschließen können.

Ebenso wie bei *Calyptraea* fällt hier im Drüsenepithel des Uterus ein helles Band auf, welches den Uterus längs durchzieht, und zu beiden



Textfig. 17.
Einmündung der Receptaculumschläuche in den Uterus von *Crepidula*. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

Seiten dieses Bandes befinden sich hellere Drüsenpartien als die sonstigen Uterusdrüsen.

Links neben dem Oviduct mündet das Receptaculum in den Uterus (Taf. V, Fig. 2b, *rec*). Es besteht aus drei nebeneinanderliegenden Schläuchen, welche in einiger Entfernung erweitert sind (Taf. V, Fig. 2b und Textfig. 17, *rec*) und hier das Sperma enthalten. Die Wandung der Receptaculumschläuche besteht aus niedrigem, hellem Epithel mit großen, schwach färbbaren Kernen (Taf. VIII, Fig. 20, *ep*). Wimpern fehlen auch hier ebenso wie im Uterus. Dem

Epithel liegt außen eine muskulöse Hülle auf (*mh*). Die Spermatozoen sitzen in dem weitesten Teil der Schläuche dem Epithel auf, vielleicht, weil sie durch dasselbe ernährt werden. Jetzt, wo wir den Bau des Receptaculums kennen, erscheint es verständlich, weshalb bei *Crepidula* der Penis eine distal zugespitzte Rute ist und Drüsen trägt, bei *Calyptraea* dagegen mit einer Spitzentasche endigt (S. 178). Man wird annehmen müssen, daß in beiden Fällen der Penisbau der Gestaltung des Receptaculums angepaßt ist. Bei *Calyptraea* wurden die sehr feinen Receptaculumschläuche durch ein Auspressen der an sie gelegten Tasche gefüllt (Textfig. 5, S. 178), hier bei *Crepidula* kann der zugespitzte Penis an jeden der drei weiteren Schläuche bei der Begattung angelegt werden und das Secret seiner Drüsen an der Spitze erleichtert den Abschluß.

Der vaginale Abschnitt des Uterus ist, wie bei *Calyptraea*, drüsenfrei und hängt auf einer Papille unmittelbar hinter der Anuspapille frei in die Mantelhöhle hinein (Taf. V, Fig. 2b, *vag*). Er ist nicht, wie Kleinsteuber (14) angibt, stets umgeknickt; nur an konservierten Tieren findet man ihn bald nach hinten gebogen, bald schräg nach vorn gerichtet, ein Zeichen, daß er am lebenden Exemplar keine bestimmte Lage einnimmt.

Die Umwandlung des Genitalapparates im Zusammenhang mit dem protandrischen Hermaphroditismus zeigt dieselben Erscheinungen, wie bei *Calyptraea*. Genügend viele Übergangstiere standen mir zur Verfügung. Auch hier fällt sofort die verschiedene Körpergröße und bei weiterer Betrachtung das reziproke Verhältnis von Penis und Uterus ins Auge. Im Gegensatz zu dem Verhalten von *Calyptraea* schwindet hier aber der Penis bei älteren Exemplaren weiblichen Stadiums ganz, während dort stets ein Rudiment nachweisbar war.

Die Zwitterdrüse ändert in gleicher Weise Gestalt und Funktion, wie wir es bei *Calyptraea* (S. 186) sahen. Die Ampulle verstreicht hier nicht so plötzlich, wie bei voriger Gattung, denn ich habe oft Übergänge darin gesehen und festgestellt, wie sich dieser Vorgang hier vollzieht: das Epithel der Ampulle beginnt bei den zu weiblicher Funktion schreitenden Übergangstieren eine enorme Wucherung ins Lumen hinein auszuführen (Taf. VIII, Fig. 21a). Auch löst es sich stellenweise (Taf. VIII, Fig. 21b) von der Bindegewebshülle ab. Die Zellen dieser Wucherungen werden hell und von blasenförmigem Aussehen und enthalten Körnchen, welche wohl als Stoffwechsel- oder Abbauprodukte aufzufassen sind (*kö*). Während diese Epithelwucherungen vor sich gehen, verkleinert sich die Ampulle bis

zum völligen Schwund. Sind die Tiere alsdann gänzlich zu weiblicher Funktion übergegangen, so finden wir doch immer noch Reste dieser Epithelwucherunngen in Gestalt einzelner Zellketten am Übergang von Gonade und Ausführgang. Diese zeigen manchmal ein Aussehen, welches an Nierenzellen erinnert (Textfig. 18 *epw*). Die Lagerung in Trabekeln mit Stützlamellen (*stl*), die Bildung von Vacuolen in den hellen Zellen (*vz*), welche oft geplatzt sind und ihre körnigen Concremente, deren chemische Zusammensetzung ich jedoch nicht feststellen konnte, abgeben — alles dies entspricht den Gestaltungsverhältnissen



Textfig. 18.

Epithelwucherungen an der Grenze von Gonade und »Oviduct« bei *Crepidula*. *epw*, Epithelwucherungen; *stl*, Stützlamellen; *vz*, Zellen mit Vacuolen; *d*, Dotter; *ovc*, Ovocyte. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

in der Niere. Ob dies mehr als eine äußere Analogie ist, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist die damit erfolgende allmähliche Abstoßung und Ersetzung des Ampullenepithels sicher. In einigen Fällen erschienen die Reste dieser Epithelwucherungen bei Tieren weiblicher Funktion freilich von etwas anderm Aussehen, nämlich langgestreckt und wenig Nierenzellen gleichend (Textfig. 19, *zw*). Doch die helle Zellfarbe und die in den Zellen enthaltenen Concremente (*kon*) sind auch hier auffallend.

Die Umwandlung des Zwitterganges vom »Vas deferens« zum

Ausführgang der weiblichen Geschlechtsprodukte, sowie die Entstehung und Ausbildung des Gonopericardialganges verläuft genau so, wie bei *Calyptraea*, so daß ich nur auf das dort Gesagte zu verweisen brauche. Auch hier habe ich alle Übergangsstadien gesehen. Fol-



Textfig. 19.

Zellwucherungen wie in Fig. 18, aber von andrem Aussehen. *kep*, Keimepithel; *zw*, Zellwucherungen, *zg*♀, Zwittergang in weibl. Funktion; *kon*, Concremente; *ovc*, Ovocyte. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

gende Tabelle veranschaulicht das Auftreten des Gonopericardialganges bei verschiedener Geschlechtsfunktion.

Geschlechts-Funktion	♂	♂mE [1]	⚥	♀	SS.
Es wurden geschnitten	9	5	4	6	24 [2]
Gonopericardialgang bzw. seine ersten Anlagen — vorhanden	—	3*	4*	6	13
Gonopericardialgang bzw. seine ersten Anlagen — nicht vorh.	8	1	—	—	9
unentschieden	1	1	—	—	2

[1] ♂mE bedeutet, daß vereinzelte Eizellen im Hoden vorhanden sind, die Ausführgänge aber noch rein männlich sind.

[2] Das Vorhandensein des Gonopericardialganges wurde hier auch bei makroskopischer Präparation vieler Tiere des weiblichen Stadiums nachgewiesen.

* Der Gang ist hier nur als Anlage (aneinandergereihte Mesenchymelemente oder Epithelstrang) vorhanden.

Einige Besonderheiten ergeben sich für die Uterusbildung von *Crepidula*, da hier nicht der proximale Teil der Samenrinne in der

Höhe der Kiemenhöhle am Mantel um den Schalenmuskel herumzieht, sondern gleich an seiner linken Seite auf das Epipodium herabgeht. Aber auch hier wird der proximale Teil der Samenrinne durch Vertiefung und Schließung, durch starkes Wachstum und Drüsenbildung zum Uterus der Tiere weiblicher Funktion. Es liegt an dem flacheren Bau von *Crepidula* und dem dadurch bedingten Verlagern des Schalenmuskels nach rechts und Zurückschieben des Eingeweidesackes bei Größenzunahme des Mantels, daß der Porus genitalis im männlichen Geschlecht hier sich links am hinteren Rande des Schalenmuskels befindet (Taf. V, Fig. 2a, *pg* ♂), und so das proximale Stück der Samenrinne zuerst ein Stückchen neben dem Schalenmuskel an der Decke der Kiemenhöhle verläuft. Hier bei *Crepidula* ist es nun das neben dem Columellarmuskel verlaufende Stück der Wimperrinne, welches sich erweitert und die junge Uterusanlage bildet. Diese dehnt sich aus und wächst in den Mantel und vorderen Rand des Eingeweidesackes hinein. Hierdurch erklärt sich auch die Lagerung des Uterus von *Crepidula* links neben dem Schalenmuskel (Taf. V, Fig. 2b, *ut*), während sie bei *Calyptraea* (Taf. V, Fig. 1b; Textfig. 2b, *ut*) vor ihm war.

In betreff der Receptaculumbildung und Ausbildung des vaginalen Teils des Uterus brauche ich, da beides analog *Calyptraea* vor sich geht, nur auf das dort Gesagte (S. 180 u. 190) zu verweisen.

3. *Capulus hungaricus.*

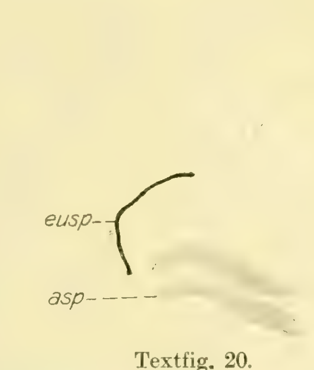
Zu meinen weiteren Untersuchungen stand mir *Capulus hungaricus*, einer der nächsten Verwandten der Calyptraeiden zur Verfügung. Seine Gestalt weicht bekanntlich stark von den beiden andern, hier bearbeiteten Formen ab. Hervorheben möchte ich von diesen Abweichungen nur folgende:

1. Die vertikale Windung des Eingeweidesackes,
2. den langen, mit Rinne versehenen Rüssel,
3. den hufeisenförmigen Schalenmuskel, welcher den Eingeweidesack mit zwei Flügeln von hinten als Halbring umfaßt und sich an beiden Seiten symmetrisch an die Schale anheftet.

Doch hier interessiert uns nur der Genitalapparat, der, wie wir sehen werden, ebenfalls von dem der beiden vorher betrachteten Calyptraeiden in manchen Punkten bedeutend abweicht.

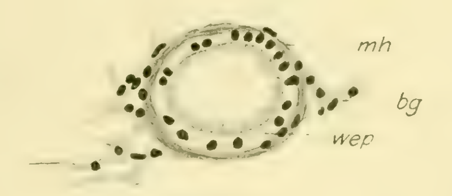
Die Gonade erfüllt die rechte Seite des Eingeweidesackes und greift auch von oben über die viscerale Organmasse herüber. Sie wird links von Pericard und Magen, vorn und von unten von der Verdauungsdrüse begrenzt. Im männlichen Stadium besteht sie aus vie-

len dichtgedrängten, schlauchförmigen Follikeln. Auch hier unterscheidet man haarförmige und wurmförmige (apyrene) Spermatozoen (Textfig. 20). Mitten in der Gonadenmasse schließen sich die Follikelschläuche zu einer gewaltigen Ampulle zusammen (Taf. V, Fig. 3a, *amp*). Diese kommt links aus der Gonade hervor und erstreckt sich von links hinten nach rechts vorn im Eingeweidesack. Sie stellt auch hier den proximalen, stark erweiterten und verschlungenen Teil des Samenleiters dar und enthält das reife Sperma. Ihre Wandung wird von niedrigem, wimperlosem Epithel gebildet.



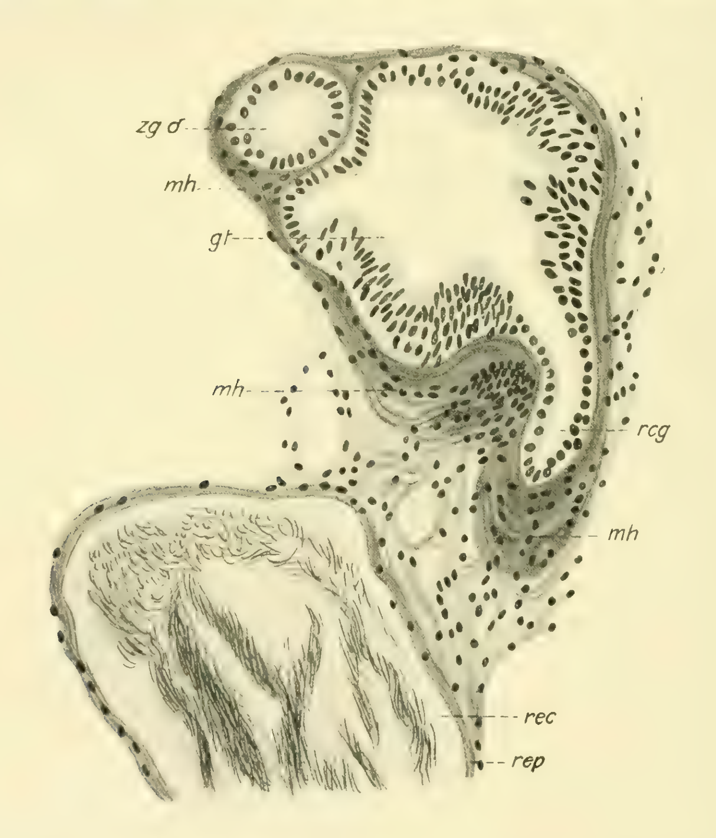
Textfig. 20.
Spermatozoen von *Capulus*. *eusp*, eupyrene, *asp*, apyrene Spermatozoen. Reich. Hom. Imm. 1/12, Oc. 4.

Diese Ampulle läuft aus in den engen Samenleiter. Er ist nur kurz, ja noch kürzer als bei *Calyptraea* und *Crepidula*, und geht von links nach rechts vorn. Im Querschnitt ist er kreisrund (Textfig. 21). Helles, kubisches Wimperepithel bildet seine Wandung (*wep*), eine muskulöse Hülle (*mh*) umgibt ihn. So zieht er an die linke Seite des rechten Flügels des hufeisenförmigen Schalenmuskels. Hier tritt er in eine Tasche ein (Taf. V, Fig. 3a; Textfig. 22, *gt*). Dieses, als Teil des männlichen Apparates unverständliche Gebilde, wird in seiner Bedeutung klar, wenn man die weiblichen Geschlechtsorgane berücksichtigt, denn dann erkennt man in ihm sofort die junge Uterusanlage. Diese Tasche liegt also eng dem rechten Flügel des Schalenmuskels an (Taf. V, Fig. 3a, *gt*). Hohes Epithel mit starker Muskellage (Textfig. 22, *mh*) bildet ihre Wand. Die Tasche ist weit nach vorn und unten hin geöffnet. Im vorderen offenen Teil (Taf. VIII, Fig. 22) liegen die Kerne viel dichter und sind länglich. Dieser Teil grenzt an die Anuspapille (*ap*), von der aus ein Lappen, in welchen Muskeln ausstrahlen (*rl*), links neben der Taschenöffnung herabhängt, so daß



Textfig. 21.
Zwittergang im männlichen Stadium von *Capulus*. Allgem. Bez., außerdem *mh*, muskulöse Hülle. Reich. Obj. 7a, Oc. 2.

er wahrscheinlich zu ihrem Verschluß benutzt werden kann. Dieser Lappen gehört seiner histologischen Struktur nach an seiner Außenseite dem Epithel der Körperwand, an seiner Innenseite der Tasche an. Bewimperung ist in diesem taschenförmigen Gebilde, ebenso wie deren Basalapparat, bei meinen Präparaten nicht nachweisbar. Man könnte aber doch vielleicht viele kurze, feine Fasern im Lumen der



Textfig. 22.

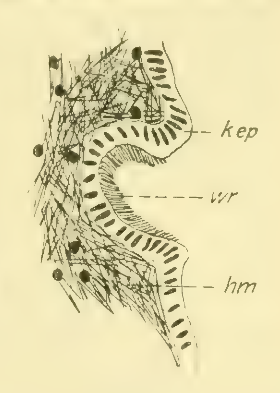
Geschlechtstasche von *Capulus* im männl. Stadium. *gt*, Geschlechtstasche; *zg*♂, Zwittergang männl. Funktion; *mh*, muskulöse Hülle; *rep*, Receptaculumepithel; *rcg*, Receptaculumgang. Daneben die allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5, Oc. 3.

Tasche für abgefallene Wimpern halten (Taf. VIII, Fig. 22, *w*?). Die mangelhafte Alkoholkonservierung meiner Tiere erlaubt keine Entscheidung, läßt aber anderseits den Wimperabfall fast erwarten. Auch an der Körperoberfläche sind Wimpern nicht zu finden, während sie im Darm und in einigen Teilen des Genitalapparates vorhanden sind.

Höchst eigentümlich ist es, daß dieser Tasche im männlichen

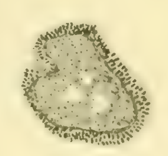
Geschlecht schon ein Receptaculum, wie wir es im weiblichen Geschlecht haben, zukommt. Es besteht aus einer großen, Sperma enthaltenden Blase (Taf. V, Fig. 3a und Textfig. 22, *rec*), welche mit kurzem Stiel, schräg der Gonoducteinmündung gegenüber, der Tasche ansitzt. Die Wandung der Receptaculumblase besteht aus niedrigem, wimperlosem Epithel (Textfig. 22, *rep*). Ihr kurzer Ausführgang (*rcg*), welcher auch unbewimpert zu sein scheint, ist von einer sehr starken Muskellage (*mh*) umschlossen.

An diese Tasche schließt sich vorn an ihrer Öffnung eine Samenrinne an, welche links am rechten Flügel des Schalenmuskels zum Halse des Tieres herabzieht und rechts an diesem selbst, da ein Epipodium fehlt, zum Penis geht. Sie ist ziemlich flach und stellt eine Einsenkung des Halsepithels dar, welches in der Rinne (Textfig. 23, *wr*) starke Wimpern trägt.



Textfig. 23.
Wimperrinne von *Capulus* am Halse verlaufend. *wr*, Wimperrinne; *hm*, Halsmuskulatur; *kep*, Körperepithel. REICH. Obj. 5, Oc. 4.

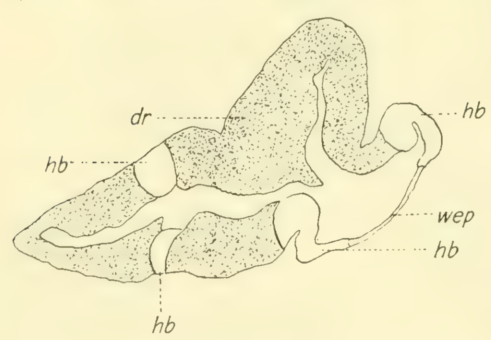
Der Penis ist ein unmittelbar hinter dem rechten Tentakel sitzendes, kompaktes Gebilde ohne Drüsen oder Spitzentasche (Taf. V, Fig. 3a, *p*). Er wird meist in die Mantelhöhle zurückgeschlagen, und es ist wohl aus diesem Grunde seine Existenz früheren Autoren entgangen, so daß die Lehrbücher [LANG (20), BRONN-SIMROTH (6)] die Capuliden als penislos anführen. An dem Penis geht bis zur Spitze die Wimperrinne hinauf. Längs-, Quer- und Periphermuskelfasern durchziehen seinen Körper und lassen nur Platz für einige Blutlacunen (Textfig. 24).



Textfig. 24.
Querschnitt durch den Penis von *Capulus*. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

Der Geschlechtsapparat in seinem weiblichen Stadium gleicht der soeben dargelegten Konfiguration des männlichen Apparates fast völlig. Die Gonade hat dieselbe Ausdehnung; ihre Follikel sind mehr bläschenförmig. Eine Ampulle ist nicht vorhanden; dafür ist der Gonoduct weiter und länger als im männlichen Geschlecht. An seinem Epithel konnte ich weder Wimpern, noch deren Basalapparat nachweisen. Das Aussehen des weiblichen Gonoductes ähnelt sehr dem des männlichen Geschlechtsleiters, indes fehlt hier die muskulöse Hülle, welche wir dort fanden. Seine Mündungsstelle am Uterus

und dessen Lage kennen wir schon aus der Beschreibung des männlichen Apparates, denn er entspricht ganz der dort vorgefundenen Tasche; er ist jedoch hier sehr groß, und seine Wandung wird von Drüsenmassen gebildet. Textfig. 25 gibt einen schematischen Horizontalschnitt, Textfig. 26 einen Vertikalschnitt durch den Uterus wieder. Der vordere Teil, in der Nähe der nach unten gerichteten Geschlechtsöffnung, ist drüsenlos und bewimpert (*wep*). In den Drüsenmassen der Wandung finden wir dieselbe Differenzierung wieder, wie wir sie bei *Calyptraea* und *Crepidula* sahen. Es sind hier zwei helle Drüsenbänder vorhanden (Textfig. 25, *hb*), welche von oben nach unten sattelförmig den Uterus umfassen. Bewimperung scheint sich nur am drüsenlosen Teil, aber nicht an den Drüsenkomplexen zu befinden. Ich kann mangels gut konservierter Tiere hierüber jedoch nichts Bestimmtes sagen. Aus demselben Grunde kann ich auch auf die feinere Histologie der Uterusdrüsen nicht eingehen. Textfig. 27 gibt hierüber einige Auskunft. Die Kerne der Drüsen sind klein und meist länglich. Stützzellen scheinen bis auf wenige Kerne geschwunden zu sein. In der »hellen Stelle« (*ddr*) finden sich Concremente. Nach außen umgibt den Uterus eine Hülle, deren Beschaffenheit ich nicht feststellen konnte.



Textfig. 25.

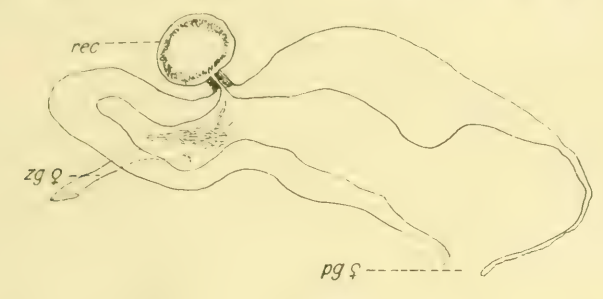
Schematischer Horizontalschnitt durch den Uterus von *Capulus*. *dr*, Drüsen; *hb*, helles Drüsenband; *wep*, Wimperepithel.

Die Receptaculumblase ist im weiblichen Stadium sehr groß und ihr kurzer Ausführgang mit gewaltigem, muskulösem Sphincter (Taf. VIII, Fig. 23, *m*) umgeben. Ihre Lagebeziehung zu Uterus und Gonoducteinmündung gibt Textfig. 26 wieder. Die Wandung des Receptaculums wird ebenso wie im männlichen Geschlecht von ganz niedrigem, flimmerlosem Epithel gebildet (Textfig. 22, *rep*), ihr Ausführgang von kubischem, ebenfalls offenbar flimmerlosem Epithel umkleidet (Taf. VIII, Fig. 23, *ep*).

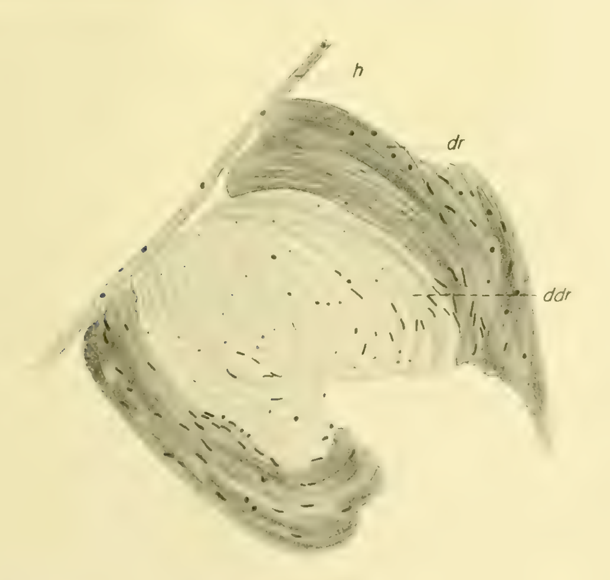
Samenrinne und Penis fehlen im weiblichen Stadium völlig.

Es herrscht also auch bei *Capulus* protandrischer Hermaphroditismus, was bisher noch nicht bekannt war. Es ist aber der Ge-

schlechtsapparat, männlich oder weiblich funktionierend, fast gleich beschaffen, so daß im männlichen Geschlecht die Organe, welche im weiblichen Stadium gebraucht werden, schon vorhanden sind. Ich hatte allerdings nicht so hinreichend Tiere dieser Species zur Verfü-



Textfig. 26.
Schematischer Sagittalschnitt durch den Uterus von *Capulus*. Allgem. Bez. S. 229.



Textfig. 27.
Helles Drüsenband im Uterus von *Capulus*. *h*, Hülle des Uterus; *dr*, Drüsen; *ddr*, differenzierte Drüsen. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

gung, daß ich alle Übergänge der einzelnen Organteile verfolgen konnte; doch sind diese Änderungen hier jedenfalls sehr gering. Einem eventuellen Einwande des Inhaltes, daß ich vielleicht nicht ganz junge Männchen zur Verfügung gehabt hätte, bei denen dann vielleicht doch noch nicht die Uterustasche und das Receptaculum angelegt wären,

möchte ich begegnen mit der Erklärung, daß unter den von mir untersuchten Tieren eins sich befindet, welches sicher im Stadium reinster männlicher Geschlechtstätigkeit ist, denn die Gonade enthält keine Ovocyte, und der Penis ist groß und gut entwickelt; trotzdem ist die Tasche und das spermagefüllte Receptaculum auch hier vorhanden.

IV. Vergleich der drei Geschlechtsapparate.

(Vgl. Taf. V. Fig. 1, 2, 3*a* und *b*.)

Wenn wir nun einen Blick auf unsre Untersuchungsergebnisse werfen, so sehen wir ein großes Übereinstimmen bei *Calyptraea* und *Crepidula*, entsprechend ihrer nahen Verwandtschaft. *Capulus* weicht dagegen stark ab.

Der männliche Apparat ist bei den drei untersuchten Species in den gröberen Zügen fast gleich. Bei ihnen allen haben wir eine, aus schlauchförmigen Follikeln zusammengesetzte Gonade, anschließend, als Aufknäuelung des proximalen Teiles des Gonoductes, eine große Ampulle und hieraus entspringend einen engen, kurzen »Samenleiter«, welcher in die Nähe des Schalenmuskels zieht. Dann zeigen sich jedoch Unterschiede: bei *Calyptraea* und *Crepidula* mündet das »Vas deferens« frei in die Mantelhöhle, bei ersterer Form links vorn, bei letzterer auch links, aber mehr rückwärts neben dem Schalenmuskel. Bei *Capulus* dagegen tritt der Zwittergang im männlichen Stadium schon in eine, dem später sich bildenden Uterus entsprechende, Tasche und mündet durch deren Vermittlung erst in die Mantelhöhle.

Bei allen drei untersuchten Formen schließt sich an den männlichen Porus genitalis eine offene Samenrinne an, welche am Schalenmuskel herab auf den Hals, bzw. auf das Epipodium herabzieht und an ihm entlang zum Penis geht. Letzteres Gebilde, welches entgegen früheren Autoren auch *Capulus* zukommt, ist groß und muskulös und sitzt unmittelbar hinter dem rechten Tentakel dem Kopfe an. Es unterscheidet sich aber in den drei Species beträchtlich: bei *Calyptraea* trägt der Penis ein kompliziertes Gebilde, die Spitzentasche, welche *Crepidula* und *Capulus* fehlt. Bei diesen beiden Formen ist der Penis eine distal zugespitzte Rute, an der die Samenrinne bis zur Spitze hinaufzieht. Er ist bei *Crepidula* mit einer Drüsenkrone an der Spitze und basalen Einzeldrüsen versehen. Dem *Capulus*-Penis fehlt sowohl die Spitzentasche, als auch jegliche Drüsenbildung. Der Penis wird bei allen drei Species gern in die Mantel-

höhle zurückgeschlagen. Bei *Capulus* liegt er zumeist so weit nach innen, daß er mit seinem distalen Ende links neben den rechten Flügel des Schalenmuskels gelangt und so unmittelbar neben der Geschlechtstasche liegt.

Im weiblichen Stadium haben wir bei *Capulus* stärker von denen bei *Calyptraea* und *Crepidula* abweichende Verhältnisse. Während die beiden letzteren einen kräftigen, in Längsfalten gelegten »Oviduct« besitzen, in den von links her der ebenso gebildete Gonopericardialgang einmündet, ist der erstere bei *Capulus* eng und ungefaltet, und das phylogenetisch wichtige Organ, der Gonopericardialgang, fehlt hier völlig.

Bei allen drei Species mündet der Gonoduct im weiblichen Stadium in einen großen, drüsigen Uterus, von annähernd gleichem Bau und gleicher Differenzierung der Drüsenpartien. Er liegt seiner Entwicklung entsprechend bei *Calyptraea* vor dem Schalenmuskel, bei *Crepidula* links neben und nur mit dem vaginalen Teil vor demselben, bei *Capulus* nur links neben dem rechten Flügel des hufeisenförmigen Schalenmuskels.

Das Receptaculum besteht bei *Calyptraea* aus etwa sechs sehr engen, verknäuelten Schläuchen mit blasigen Erweiterungen, bei *Crepidula* aus drei kolbigen, unverschlungenen Schläuchen, bei *Capulus* aus einer einzigen großen Blase mit kurzem Stiel.

Während *Calyptraea* und *Crepidula* eine drüsenlose vaginale Verlängerung des Uterus besitzen, fehlt eine Vagina bei *Capulus* völlig, und der Uterus öffnet sich direkt in seinem vorderen Teil zur Mantelhöhle.

Wir sahen, daß bei allen drei untersuchten Species protandrischer Hermaphroditismus herrscht. Hierbei wird bei *Calyptraea* und *Crepidula* im weiblichen Stadium dem umgewandelten männlichen Apparat der Uterus als Neubildung angefügt, denn er bildet sich aus dem proximalen Teil der Samenrinne, welche als sekundäre Mantelhöhleneinstülpung nicht zum eigentlichen Genitalapparat gehört; bei *Capulus* wird indes die schon im männlichen Geschlecht vorhandene Geschlechtstasche zum Uterus. Das Receptaculum bildet sich bei den beiden ersteren durch Ausstülpung vom jungen Uterus, bei *Capulus* ist es schon im männlichen Stadium vorhanden und in Funktion. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen könnten nur zeigen, ob auch bei *Capulus* eine Ausstülpung der Uterusanlage (= Geschlechtstasche) zur Receptaculumbildung verwandt wird. — Der im Übergange von einer zur andern Geschlechtsfunktion sich rückbildende

Penis erhält sich bei *Calyptraea* stets als Rudiment, bei den beiden andern Species schwindet er völlig im weiblichen Stadium.

Anhang: Besprechung neuerer Arbeiten.

Wie ich in der Einleitung hervorhob, macht sich ein Mangel an neueren Arbeiten über den Geschlechtsapparat der höheren Prosobranchier recht fühlbar. Spezielle Arbeiten über den Genitalapparat der von mir untersuchten Calyptraeidenspecies und über *Capulus hungaricus* existieren nicht. In seiner »Morphologie der Prosobranchier« (12b) hat zwar HALLER auch die Geschlechtsorgane mehrerer Calyptraeiden morphologisch sowohl wie histologisch untersucht, doch von meinen Tieren hat er nur *Janacus* = *Crepidula unguiformis* (und zwar nur in einem Exemplare) studiert. Da schon PLATE (31a) einige Ungenauigkeiten in diesen Untersuchungen aufgedeckt hat und auch KLEINSTEUBER (14) den Verfasser verbessert, will ich nur kurz auf das über *Crepidula unguiformis* Gesagte eingehen. Seine Darstellung der gröberen Morphologie stimmt mit meinen Untersuchungsergebnissen überein. HALLER stellt richtig dar, daß der Ausführgang im männlichen und weiblichen Geschlecht kurz und nicht gewunden ist, daß der »retortenförmige« Uterus links neben dem Schalenmuskel gelagert und in einen drüsigen, der Kiemenhöhlenwand angewachsenen und einen nicht drüsigen, freien Teil gegliedert ist, daß ferner der Eileiter helles, kubisches Wimperepithel trägt und in Längsfalten gelegt ist. Daß eine muskulöse Hülle den hinteren Eileiterteil umgibt, konnte ich allerdings für meine Calyptraeiden nicht finden. Es sollen dann von unten her in den Uterus einzelne, etwas verzweigte Drüsenschläuche einmünden, welche vielleicht als Receptaculum zu deuten wären. »An Schnitten fand ich«, sagt der Verfasser, »immer diese Drüsen mit zusammengeballtem Sperma gefüllt, woraus ich schließe, daß sie das in den Uterus eingeführte Sperma längere Zeit zu bergen und somit als Receptacula seminis zu dienen haben.« HALLER hat demnach wohl wirklich das Receptaculum vor sich gehabt; spricht aber dann mit Unrecht von »Drüsenschläuchen«, besonders da er seine Histologie — helles, kubisches Epithel — beschreibt. Drüsen habe ich für die von mir untersuchten Tiere ebensowenig im Receptaculum gefunden, wie SCHEIDIG (36) an dieser Stelle für *Crucibulum* und KLEINSTEUBER (14) für *Trochita*, *Calyptraea* und *Janacus*. Der Uterus ist nach HALLER durch Querrinnen auf der Oberfläche segmentiert. Ich halte dies nicht für eine regelmäßige Erscheinung. Die Wandung des Uterus besteht nach ihm bei den Calyptraeiden aus »hohem,

cilienlosem Drüsenepithel«. Wir dagegen sahen, daß zwischen die Drüsen des Uterusepithels schmale Stützzellen eingeschoben sind, welche bei *Calyptraea* Flimmern tragen, bei *Crepidula* allerdings nicht. Das Vorhandensein von protandrischem Hermaphroditismus und dem Gonopericardialgang ist dem Verfasser entgangen; demgemäß auch die Umwandlungserscheinungen, bzw. Neubildungen des Genitalapparates.

Ferner liegt eine Arbeit von SCHEIDIG (36) vor, allerdings über *Crucibulum*; doch da der Verfasser zu seinen Untersuchungen am weiblichen Apparat *Crepidula moulinsii* heranzieht, will ich hier seine Arbeit streifen. Hinsichtlich der Protandrie hat SCHEIDIG nichts feststellen können. Bei der Besprechung der ORTONschen Untersuchungsergebnisse über diese Frage sagt der Verfasser: »Ich glaube sicher, daß dieser protandrische Hermaphroditismus in der Calyptraeidenfamilie weiter verbreitet ist, da ich auch bei *Crucibulum* unter ungefähr 25 Exemplaren zwei Tiere fand, bei denen der Penis fast rudimentär war, während der Uterus wohl entwickelt war. Leider konnte ich andre Zwischenformen nicht beobachten, so daß irgendein Schluß nicht gefolgert werden konnte.« Er gibt dann weiter an, daß der männliche Apparat dieselbe Ausdehung hat wie der weibliche. Der Eileiter ist auch bei seiner Species in Längsfalten gelegt; seinen direkt an den Eierstock grenzenden Teil soll Ringmuskulatur umgeben (vgl. HALLER, S. 210). Letzteres habe ich an *Crepidula unguiformis* nicht konstatieren können, doch könnte es ja bei *Crepidula moulinsii* der Fall sein. Das Receptaculum dieser Form besteht aus drei verzweigten Schläuchen nach SCHEIDIG, doch zeigt seine Abbildung es als einen Schlauch mit drei distalen Sprossen. Die Receptaculumschläuche, welche von niedrigem Epithel gebildet werden, umgibt Ringmuskulatur, die Spermatozoen sind der Wand zugekehrt. Dasselbe habe ich für *Crepidula unguiformis* auch feststellen können. Der Verfasser unterscheidet auch hier zweierlei Spermatozoen: haarförmige und solche mit breiterem, spiraligem Kopf. Diese letzteren sind, wie ich mit KLEINSTEUBER (14) annehme, nicht etwa die wurmförmigen Spermatozoen, sondern Entwicklungsstadien der haarförmigen. Der Verfasser hat wahrscheinlich die ersteren nicht gefunden, die doch sicher, wie überall, wo sie bekannt sind, von letzteren völlig abweichen. Der Samenleiter von *Crepidula moulinsii* liegt nach SCHEIDIG in Längsfalten. Meine Untersuchungen für *Calyptraea sinensis* und *Crepidula unguiformis* ergaben, daß eine Längsfaltung nur bei weiblicher Funktion des Zwitterganges auftritt. Das über den Penis und seine Innervation bei *Crepidula moulinsii* vom Verfasser

Angegebene entspricht in den gröberen Zügen den gleichen Verhältnissen der von mir untersuchten *Crepidula*-Species.

Von größerer Bedeutung für meine Arbeit, als die soeben angeführten Veröffentlichungen ist die Publikation von KLEINSTEUBER (14), von welcher schon auf S. 171 die Rede war.

Ich kann in vielen Stücken die Ergebnisse des Verfassers dieser Arbeit bestätigen, in ebenso vielen Punkten jedoch weichen meine Beobachtungen so stark von den seinen ab, daß ich schon glaubte, geographische Variationen könnten dabei — abgesehen vom Gonopericardialgang — mit im Spiele sein, denn seine *Crepidula* stammt aus Chile, meine aus Neapel. Es betreffen jedoch in demselben Maße diese Abweichungen auch *Calyptraea*, eine Form, welche wir beide aus Neapel bezogen hatten, und es verliert daher meine Annahme, es könnten geographische Varietäten vorliegen, auch für *Crepidula* an Wahrscheinlichkeit. Das von KLEINSTEUBER bearbeitete Material mit dem meinigen zu vergleichen, war mir unmöglich, da Herr Professor PLATE, dem dasselbe gehört, sich zur Zeit auf einer Forschungsreise befindet.

Am auffallendsten ist, daß KLEINSTEUBER bei seinen Untersuchungen den Gonopericardialgang weder bei *Calyptraea* noch bei *Crepidula* gefunden hat, obwohl er den, in nächster Nähe aus dem vordersten Pericardzipfel abgehenden Renopericardialgang genau beschreibt. Ferner geht der Verfasser, der doch das Vorhandensein des protandrischen Hermaphroditismus kennt, auf die dabei notwendigerweise stattfindenden Umwandlungserscheinungen gar nicht ein, abgesehen von der Erwähnung des reziproken Verhältnisses von Penis und Uterus in seiner Tabelle mit Größenangabe der Tiere. Auch kann es den unkundigen Leser geradezu irre führen, wenn er einen »männlichen« und »weiblichen« Geschlechtsapparat beschreibt, wo für ihn doch die Zwittrigkeit erwiesen ist.

Im einzelnen ergibt sich, wenn ich KLEINSTEUBERS Beschreibungen den meinigen gegenüberstelle, folgendes:

1. Betreffs *Calyptraea*.

Lage und Ausdehnung der Gonade entsprechen dem, was auch ich fand. (Ich spreche aber nicht von Hoden und Ovar, sondern von Zwitterdrüse in männlicher bzw. weiblicher Funktion.) Der Eileiter soll in der Gonade mehrfach verzweigt sein. Dies fand ich nicht, denn er geht kontinuierlich in einen Gonadenfollikel über, und die andern öffnen sich ineinander. Lage und Histologie des Eileiters, desgleichen die Topographie und Morphologie des Uterus stimmen ungefähr mit

meinen Untersuchungsergebnissen überein. Die histologische Beschreibung, die der Verfasser vom Uterus gibt, ist jedoch nicht annähernd erschöpfend. Seine Tafel 21, Fig. 17 gibt offenbar (entgegen seiner Tafelerklärung) ein Stück des Uterusepithels nur aus dem vaginalen Teil wieder, da bloß vereinzelt Drüsenzellen abgebildet sind. Richtig ist seine Angabe, daß im hinteren Teil des Uterus viele Drüsen zwischen Stützzellen mit länglichem Kern eingelagert sind. Dagegen muß ich bestreiten, daß »rein drüsige Zellkomplexe (seine Textfig. Y, *dr*) mit drüsenfreien abwechseln«. KLEINSTEUBER sagt weiter: »An einzelnen Stellen sind helle Drüsenzellen mit länglichen, schmalen Kernen in Knospenform angeordnet«. Ein Verfolgen dieser »Knospendrüsen« durch eine Schnittserie hätte dem Verfasser gezeigt, daß hier nicht knospenartige Drüseneinlagerungen vorliegen, sondern daß dieselben ein differenziertes, den Uterus mehrfach durchziehendes Band darstellen (S. 182 u. 183). Daß eine starke Flimmerung den Uterus von *Calyptraea* auszeichnet, kann ich bestätigen, nicht aber, daß dieselbe im hinteren Abschnitt fehlt und hier der Uterus vier Falten aufweist. Verfassers Textfig. Z *ut* zeigt ja auch schon fünf Falten! Betreffs des Receptaculums gibt KLEINSTEUBER an, daß dasselbe »nach kurzem, stark gewundenem Verlauf sich in drei Teile teilt, die — ebenfalls gewunden — am Ende sich zu kleinen Blasen erweitern, in denen dichtgeballt das Sperma lagert«. Wir sahen dagegen (S. 184), daß meist sechs enge Receptaculumschläuche vorhanden sind, die nebeneinander in den Uterus münden, daß sie aufgeknäuelt und distal zu spermahaltenden Blasen erweitert sind. Auch HALLER (12b) (S. 210) spricht von mehreren Schläuchen des Receptaculums. KLEINSTEUBERS histologische Angaben über dieses Organ habe ich im großen und ganzen bestätigt gefunden. Für das männliche Stadium von *Calyptraea* stimmen des Verfassers Befunde auch nur in den gröberen Zügen mit meinen überein. So schließe ich mich nicht darin ihm an, daß die Ampulle Flimmern an ihrem Epithel tragen und das Vas deferens vor dem Schalenmuskel herum diesem sich anschmiegend auf das rechte Epipodium treten soll (vgl. meine Angaben S. 176 und 177 u. f.). Völlig abweichend ist der Penis dargestellt. Von der Spitzentasche desselben ist dem Verfasser nichts bekannt. Seine Textfig. F und D_1 scheinen mir nicht Tiere rein männlichen Geschlechtes, sondern Übergangstiere wiederzugeben, da der Penis dort sehr klein und unausgebildet gezeichnet ist. Überhaupt glaube ich, daß KLEINSTEUBER gar kein rein männliches Tier zur Verfügung gehabt hat, wie vielleicht auch keine älteren Tiere weiblicher Geschlechtsfunktion; messen doch

seine Calyptraeen 3 zu 4 mm bis 7 zu 8,5 mm, während meine im größten Manteldurchmesser 1,0—15,5 mm lang sind, rein männlich funktionierende Tiere (nach S. 185) aber nur eine Größe von 1,4—3,0 mm haben.

2. Betreffs *Crepidula* muß ich folgendes für und wider Kleinsteubers Angaben vorbringen:

Seine Beschreibung der Gonadenlagerung entspricht der meinigen; aber auch hier mündet der Zwittergang aus einem der zusammenhängenden Follikel aus und verzweigt sich nicht innerhalb der Gonade. Über Eileiter, Uterus und Receptaculum hat der Verfasser für *Crepidula* aus Mangel an Material keine histologischen Angaben gemacht, da sein einziges weibliches Tier dieser Gattung schon für makroskopische Untersuchungen verbraucht war. Den Uterus beschreibt Kleinsteuber als völlig umgeknickt. Wie wir sahen (S. 199), ist dies eine vereinzelte Erscheinung, die durch das freie Hineinhängen des vaginalen Uterusteiles in die Mantelhöhle möglich ist. Im männlichen Stadium hat nach Kleinsteuber die Gonade dieselbe Ausdehnung wie das Ovar und ist aus Schläuchen in lockerer Anordnung zusammengesetzt. Hiergegen, sowie gegen seine Beschreibung des Vas deferens nebst Ampulle habe ich nichts einzuwenden; in letzterer fand ich jedoch auch hier keine Wimpern. Über die Lage der anschließenden Samenrinne sagt er nur, daß sie sich zum Penis zieht und auf ihn fortsetzt. Ich konnte ihren Verlauf links am Schalenmuskel und an diesem zum Epipodium herab genau feststellen und so die Entstehung des Uterus, ebenso wie bei *Calyptraea*, aus dem proximalen Teil dieser Wimperrinne darlegen. Ihre Gestalt — tief in den Seitenhalslappen eingesenkt und fast geschlossen — entspricht ebenso wie Kleinsteubers Textfig. E_1 absolut nicht dem, was ich fand. Die Samenrinne ist allerdings auch nach meinen Untersuchungen ein wenig tiefer als bei *Calyptraea* (Textfig. 14 a, S. 195). Das Schließen ihrer Ränder zu einem fast völlig überdeckten Gang könnte Kleinsteuber vielleicht dadurch vorgetäuscht worden sein, daß der Epipodialrand etwas hochgedrückt war; vgl. meine Textfig. 14 b. Die Morphologie des Penis weicht entschieden von meinen Ergebnissen ab, denn einen distalen, fingerförmigen Fortsatz, wie ihn der Verfasser angibt, fand ich nie; dagegen die Drüsenkappe desselben und die basalen Einzeldrüsen an ihm kennt er nicht.

Kleinsteubers Angabe, daß die wurmförmigen Spermatozoen bei *Calyptraea* und *Crepidula* etwa gleichgestaltet sein sollen, muß ich widersprechen (Textfig. 1 u. 13, S. 176 u. 194), denn letztere sind von

anderer Gestalt und fast doppelt so groß wie erstere und schließlich oligopyren, während erstere apyren sind.

Capulus hat der Verfasser nicht bearbeitet.

V. Theoretisches.

1. Über die Phylogenie der Geschlechtswege bei den Prosobranchiern, sowie ihre Beziehung zu den Nephridien.

Zwei Wege führen uns zur Klärung der Frage nach der phylogenetischen Bedeutung der Geschlechtswege, nämlich

1. die Betrachtung der Verhältnisse, wie wir sie bei den Formen finden, welche sich durch andere Merkmale als Verwandte im natürlichen System erwiesen haben, dann aber 2. ein Eingehen auf das was die Ontogenie hierüber uns lehrt, soweit sie als Rekapitulation der Phylogenie nach Prüfung der Sachlage betrachtet werden darf. Beide Wege führen uns dazu, die Nierenverhältnisse mit zu berücksichtigen, da enge Beziehungen zwischen ihnen und dem Geschlechtsapparat bestehen.

An die Basis des Prosobranchierstammes stellt man gewöhnlich die Diotocardier, denn sie weisen in der vielfach noch ausgeprägten bilateralen Symmetrie ursprüngliche Verhältnisse auf. Die Asymmetrie, wie wir sie bei den meisten Gastropoden finden, ist ja als sekundär erworben anzusehen, wie sie auch in der Ontogenie sekundär auftritt. Besonders die Nierenverhältnisse und deren Beziehungen zum Geschlechtsapparat bei den Diotocardiern lassen Anklänge an ein hypothetisches, symmetrisches Urmollusk noch hervortreten. Einige von ihnen, die man deshalb für die Ursprünglichsten hält, haben zwei funktionierende, mit Nephrostom versehene Nieren, welche rechts und links symmetrisch vom Anus in die Mantelhöhle ausmünden. Diese wären nach PELSENEER (29b) u. a. unter den Docoglossen *Patella*, *Helcion*, *Lepeta* und *Acmaea*. Nach HALLER (12c) hat *Cemoria noachina* (*Puncturella*) sogar symmetrische, beiderseits in die Nieren mündende Gonoducte. Von den beiden Nieren dieser Formen ist bei den übrigen Diotocardiern eine, zumeist die linke, mehr oder weniger rückgebildet. Sie wird kleiner, der Nierentrichter geht verloren, sie verliert ihre Fähigkeit, Harn auszuscheiden und kann sogar zu einem Gebilde anderer Funktion, dem Papillensack werden, der nach LANG (20) zum Aufspeichern von Reservenahrungsstoffen oder als phagocytäres Organ dient. In der Rückbildung der linken Niere scheinen in den einzelnen Familien, ja unter den Arten Verschiedenheiten zu herrschen, und die Angaben der Autoren widersprechen

sich scheinbar manchmal (z. B. nach BRONN: WILLCOX und PELSENEER für *Acmaea fragilis* bzw. *virginea*). Auch betreffs der Ausführung der Geschlechtsprodukte durch die Nieren der Diotocardier standen sich die Ansichten noch vor kurzer Zeit vielfach gegenüber. Heute ist man sich überall wohl darin einig, daß stets die Geschlechtsprodukte der Diotocardier durch das rechte Nephridium entleert werden. Wo die linke Niere rückgebildet und funktionslos geworden ist, hat die rechte dann beide Funktionen (Harnabsonderung und, zur Zeit der Brunst, Ausleitung der Geschlechtsprodukte) übernommen.

Wie aber ist es bei den Monotocardiern, wo wir eigene Geschlechtswege und nur ein Nephridium haben? Letzteres liegt rechts vom Pericard, linksseitig im Eingeweidesack und mündet links vom Enddarm nach außen; der Gonoduct befindet sich stets ganz rechts im Tier, der Porus genitalis ziemlich symmetrisch zur Nierenöffnung rechts vom Anus. Welches sind hier die Homologa zu den betreffenden Organen der Diotocardier?

Hierüber ist viel diskutiert worden, und es ist ein Streit um die Frage entstanden: Ist die Niere der Monotocardier homolog der rechten oder linken Diotocardierniere, ist der Gonoduct bei ersteren als Neuerwerb oder als Umbildung einer Niere aufzufassen? Es sind folgende Möglichkeiten hierbei vorhanden: einmal, der Geschlechtsweg der Monotocardier ist als Neubildung anzusehen, wobei die Niere entweder der rechten, der linken oder beiden Nieren der Diotocardier zusammen homolog sein kann; zweitens, der Geschlechtsweg ist aus einer Diotocardierniere hervorgegangen, und zwar dann entweder aus dem linken oder dem rechten Nephridium der Diotocardier.

Diese fünf Möglichkeiten sind zu drei Theorien ausgebaut worden, wobei die dritte zwei Möglichkeiten zusammenfaßt; eine ist von vornherein als unwahrscheinlich beiseite gelassen worden.

1. Die Niere der Monotocardier ist homolog der rechten der Diotocardier, der Geschlechtsgang ein Neuerwerb. Diese Theorie stammt von HALLER (12a—c) und stützt sich auf die Tatsache, daß, wie erwähnt, die linke Niere bei den meisten Rhipidoglossen (*Diotocardia*) kleiner ist als die rechte, ja Rückbildungen innerhalb dieser Gruppe bis zum völligen Schwund (*Acmaea fragilis* nach WILLCOX) zeigt, und nach HALLER bei *Haliotis* und den Trochiden (12c, S. 120—122) die Gonade getrennt von der bestehenden Niere ausmündet. Von anderer Seite (PELSENEER) wird dagegen behauptet, daß diese Rückbildung der linken Niere sich nur bei sekundär flachschaligen Formen finde. Hiermit wird diese Stütze für die Theorie HALLERS schon ins Wanken

gebracht. SIMROTH sagt in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches über diese Theorie: »Er (HALLER) sucht durch Konstruktionen die Verschiebung des Nierenporus und die Verlagerung des ganzen Organs plausibel zu machen. Doch teilt man seine Anschauung nicht mehr.« Wie wir unten (S. 218f.) sehen werden, wird diese Ansicht HALLERS vor allem durch die ontogenetischen Befunde hinfällig.

Die 2. von PERRIER (30) stammende Theorie besagt, daß die einzige Niere der Monotocardier aus der Verschmelzung beider Nieren der Diotocardier entstanden sei. Man müßte sich dann vorstellen, daß die Scheidewand zwischen den beiden einander genäherten Nieren einer *Patella* etwa, bei welcher Form die kleinere linke Niere auf die rechte Seite der Pericards gerückt ist, geschwunden sei, so daß bei den Monotocardiern die Nephridialdrüse dem Anteil der linken Niere entspräche und der übrige Teil der Monotocardierniere mit Nierenöffnung und Nierentrichter der rechten Patellenniere homolog wäre. Ich glaube, daß auch diese Ansicht nach den neueren Untersuchungen in der Ontogenie nicht mehr zu halten ist, wobei auch meine Befunde am erwachsenen Tier (Gonopericardialgang), wie wir sehen werden, mitsprechen.

Nach der dritten Theorie haben wir in der einzigen Niere der Monotocardier die linke der Diotocardier vor uns. Dies wird von ERLANGER (10b) ausgesprochen mit den Worten: ... »1. That the only remaining kidney in most Prosobranchs is the actual left one. 2. That the actual right kidney has disappeared or become transformed, and that a part of it corresponding to the duct forms a part of the genital apparatus.«

Die zweite dieser beiden Behauptungen ERLANGERS läßt also noch zwei Möglichkeiten offen, denn die rechte Diotocardierniere wäre verloren gegangen, oder im Geschlechtsgang enthalten. Letztere Ansicht hat schon von vornherein viel für sich, wenn man die Lage und Ausmündung des Gonoductes der Monotocardier ins Auge faßt und weiter daran denkt, daß schon bei den Diotocardiern die rechtsliegende Niere zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte größtenteils benutzt wird. Die Ansicht, daß die rechte Niere verloren gegangen sei, wird aus eben diesem Grunde unwahrscheinlich.

Nach allem, was wir sehen werden, wird ERLANGERS Idee am wenigsten angefochten werden können, doch es wird neben der ersten nur der Teil der zweiten Behauptung bestehen bleiben können, welcher besagt, daß die rechte Diotocardierniere bei den Monotocardiern in den Dienst der Geschlechtswege getreten ist. Diese Theorie ER-

LANGERS ist in ihrer Gesamtheit von den meisten Molluskenforschern heute angenommen, sie wird aber manchmal noch etwas modifiziert.

Dies wären die drei bestehenden Theorien, welche vier der erwähnten Möglichkeiten berücksichtigen. Es bleibt noch diejenige, daß die linke Diotocardierniere die Geschlechtswege geliefert habe. Dem widerspricht schon die, gegen die Ansicht, der Geschlechtsweg könnte ein Neuerwerb sein, geltend gemachte Tatsache, daß bei Diotocardiern größtenteils die rechte Niere zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte benutzt wird, dann aber weiter, daß der Gonoduct der Monotocardier stets rechts im Tier gelagert ist und rechts vom Enddarm ausmündet. Diese letzte Möglichkeit ist denn auch meines Wissens niemals zu einer Theorie ausgebaut worden.

Dieser kurze Rückblick auf die Möglichkeiten, welche für die phyletische Herleitung der einzigen Monotocardierniere bestehen, ergibt schon, daß eigentlich nur die, als dritte angeführte Theorie, mit der Einschränkung, daß die rechte Niere in den Genitalapparat umgewandelt ist, noch Berechtigung hat, da alle andern Möglichkeiten bei genauerer Betrachtung hinfällig werden. Doch waren die bisher erwähnten Beweise für diese Theorie nur indirekte. Wie steht es aber mit den direkten Beweisen? Hier steht als starke Stütze die Ontogenie, denn sie zeigt für *Paludina*, daß die ursprünglich linke (nach der Torsion rechte) Niere zur Bildung der Geschlechtswege benutzt wird. Wenn es bewiesen wäre, daß das, was an einer Form hier gefunden wurde, für alle Monotocardier gelte, so wäre die Frage nach der Abstammung von Niere und Geschlechtsweg so gut wie gelöst, doch fehlt es leider zu sehr an Kenntnissen bei andern Gruppen, denn nur für *Paludina vivipara* ist dieser Punkt völlig geklärt. Eine andre direkte, und zwar starke Stütze hierfür glaube ich gefunden zu haben durch den Nachweis eines Gonopericardialganges bei *Calyptraea* und *Crepidula*. Um die Bedeutung dieses Ganges, von der ein Teil sofort einleuchtet, ganz hervortreten zu lassen, ist ein Eingehen auf die ontogenetischen Befunde von *Paludina* nötig. Hier haben sich ERLANGER (10a), RABL (33) u. a., vor allem aber DRUMMOND (9) und nach ihr OTTO (27) das Verdienst erworben, die Beziehungen von Niere und Genitalapparat für *Paludina* klargestellt zu haben. Aus diesen Untersuchungen möchte ich daher kurz das Wichtigste wiedergeben.

Im Gastrulastadium des Embryos wandern Ectodermzellen ins Mesenchym und werden von diesem zu zwei ventralen Zellhaufen verstärkt. Der rechte derselben ist immer der größere und fortgeschrittenere. Diese beiden Zellkomplexe bilden die paarige Anlage

des Pericards und der mit ihm in Verbindung stehenden Organe, wie Herz, Niere und Geschlechtsorgane. Die beiden Pericardanlagen höhlen sich zu Säckchen, rücken aneinander und verschmelzen zu einem Pericardsack durch Auflösung der trennenden Zellschicht. Es entstehen sodann zwei Verdickungen im Pericard an der ventralen, dem Ectoderm anliegenden Seite: die Anlagen der Nieren. Inzwischen haben sich zu beiden Seiten des Afters zwei kleine Gruben (Mantelhöhlenanlagen) gebildet, welche sich vertiefen und den Nierenanlagen entgegenwachsen; dabei bleibt aber das linke »Horn« dieser Mantelhöhlenanlage rudimentär, ebenso wie die entsprechende Nierenanlage. Rechts ist die Einstülpung der Mantelhöhle tief und spezialisiert, und die rechtsseitige Nierenanlage zu einer beträchtlichen Ausstülpung des Pericards entwickelt. Letztere wird zur bleibenden (nach der Torsion linken) Niere, ihre entsprechende Mantelhöhleneinstülpung zum Nierenausführgang. Die symmetrische Anlage dieser Organe weist, wie OTTO (27) hervorhebt, auf die Urform hin. Der große Pericardsack, der aus der Verschmelzung beider Anlagen entstanden ist, wächst nur noch in seinem rechten Teil. Rechts und dorsalwärts bildet sich alsdann die erste Anlage des Herzens als Verdickung des Pericardepithels. Weiter entsteht links, unmittelbar neben der linken Niere eine Zellwucherung in dem der Leber angelagerten linken Pericardzipfel. Dieser Zellhaufen hat ein lockeres Gefüge und schiebt sich als Zellstrang längs der Leber fort; er stellt die erste Anlage der Gonade dar. Die rudimentäre linke (später rechte) Niere hat zu dieser Zeit den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht und besteht aus einem kurzen Röhrchen, welches in offener Kommunikation mit dem Pericard steht. Die rechte Niere ist ein Säckchen mit Nierentrichter geworden und mündet später in den rechten Zipfel der Mantelhöhleneinstülpung. Jetzt findet die Torsion um 180° statt, und die Nieren vertauschen ihre Lage. Die rechte Niere liegt statt rechts ventral jetzt links dorsal.

Die Gonadenanlage hat in diesem Entwicklungsstadium einen Hohlraum gebildet und mündet in den linken (nach der Torsion rechten) rudimentären Nierentrichter. Die rudimentäre Niere hat aber noch keine offene Verbindung mit dem ihr entgegenwachsenden Mantelhöhlenhorn. »Die linke Niere«, sagt OTTO, »macht in der Hauptsache denselben Entwicklungsprozeß durch, wie die rechte bis zu einem gewissen Stadium, in dem sie dann in den Dienst des Genitalsystems tritt. Sie wird aber nicht etwa rückgebildet, stellt auch nicht zeitweilig ihre Entwicklung ein.« Es erfolgt, nach Einmündung der

Gonade in den proximalsten Teil der rudimentären Niere, der Durchbruch derselben zu dem Mantelhöhlenhorn, in dem dann Wimpern entstehen. So ist also die rudimentäre rechte (ursprünglich linke) Niere in ihrer ganzen Ausdehnung in den Gonoduct aufgenommen. Ihre Verbindung mit dem Pericard schwindet sodann. ERLANGER (10a) hat diese Verhältnisse noch nicht richtig erkannt, denn er hat die Anlage der linken Niere mit derjenigen der Gonade verwechselt.

Der Ausführgang der rudimentären Niere, entstanden aus dem Mantelhöhlenzipfel, wächst nun beträchtlich in die Länge und bildet einen bewimperten Gang, welcher später den größten Anteil an der Gonoductbildung hat, denn fast der ganze Eileiter, sowie Uterus und Receptaculum nehmen ihren Ursprung aus ihm; nur der kurze, enge, unbewimperte Anfangsteil des Oviductes zwischen Gonade und Eiweißdrüse entsteht aus der rudimentären Niere. Im männlichen Geschlecht — die Gonade hat sich in diesem Zeitpunkt bereits in Hoden bzw. Ovar differenziert — erhält der Gonoduct einen sekundären Zuwachs, denn es bildet sich eine Rinne, welche vom Porus genitalis bis zur Spitze des rechten Tentakels zieht und sich später zu einem Gange schließt.

Es besteht eine weitgehende Homologie der Organabschnitte im männlichen und weiblichen Geschlecht; nur der sekundäre Teil des männlichen Ausführganges, der sich aus der Rinne bildet, fehlt dem weiblichen Apparat.

Bringen wir nun diese Ergebnisse der Ontogenie von *Paludina* und die vergleichende Betrachtung der erwachsenen Prosobranchier zu unsren Befunden bei *Calyptraea*, *Crepidula* und *Capulus* in Beziehung!

Wir fanden bei den beiden ersteren den Gonopericardialgang. In ihm sehen wir nach dieser ontogenetischen Darlegung ohne weiteres den rechten Nierentrichter vor uns und haben damit eine starke Stütze für die Ansicht, daß auch für diese Formen die rudimentäre linke (nach der Torsion rechte) Niere im Gonoduct enthalten sein muß. Entspricht doch die Lage und Gestalt dieses Ganges (den man auch »Gonostom« nennen könnte) ganz derjenigen eines Nierentrichters. Sogar die Längsfaltung, die der Gonopericardialgang wie der weibliche Gonoduct aufweist, findet sich (nach OTTO) beim Nierentrichter von *Paludina*.

Doch welcher Teil des Geschlechtsganges wird hier bei unsren Formen als Rest der rudimentären rechten Niere anzusehen sein? Bei *Paludina* zeigt (nach OTTO) der proximale Teil des Gonoductes bis

zur Eiweißdrüse schon durch abweichende Struktur und Färbbarkeit und durch Mangel der Bewimperung Nierenabstammung, und dies ließ sich auch ontogenetisch beweisen. Der ganze übrige Teil des Geschlechtsganges mit seinen Anhängen und Drüsen nahm seine Entstehung aus dem Ausführgang der rudimentären Niere, welcher sich als ursprünglich linkes Mantelhöhlenhorn anlegte. — Ontogenetische Befunde über diesen Punkt liegen für die von mir untersuchten Prosobranchier nicht vor, und so kann ich nur Vermutungen über die Frage, wieweit der Gonoduct aus der rudimentären Niere entstanden ist, aussprechen. Es dürfte wohl aber nach Analogieschlüssen aus dem für Paludina Bekannten anzunehmen sein, daß auch hier die Gonade in der embryologischen Entwicklung in den rechten Nierentrichter einmündet. Während aber bei *Paludina* ein ganz bestimmter Teil des Gonoductes seine Abstammung aus der Niere noch durch abweichende Struktur und Färbbarkeit dokumentierte, haben wir bei *Calyptraea* und *Crepidula* im Zwittergang männlicher Funktion aber nicht einen, in zwei scharf geschiedene, histologisch differenzierte Abschnitte geteilten Apparat, sondern derselbe ist in seiner ganzen Länge einheitlich. Somit scheint der ganze Gonoduct bis zum Porus genitalis des männlichen Stadiums der rudimentären rechten Niere zu entsprechen, denn man muß nach Analogie mit den Embryonen andrer Tiere mit Wahrscheinlichkeit annehmen, daß ein Organ, welches aus zwei oder mehr verschiedenen Anlagen zusammengewachsen ist, in seinen Teilen diese Abstammung noch zeigen würde. Dazu kommt, daß durch die Annahme, daß der ganze Gonoduct aus der rudimentären Niere entstanden sei, hier die sonderbare Uterusentwicklung verständlich wird, denn wir sahen ja dies Organ als Angliederung an den eigentlichen Gonoduct aus einer Mantelhöhleneinstülpung (proximaler Teil der Wimperrinne) entstehen. Dies scheint eine Reminiscenz an einen ähnlichen Ursprung hier wie bei *Paludina* anzuzeigen, denn dort entstand ja (nach OTTO) der Uterus nebst dem größeren Gonoductteil und Receptaculum aus dem Ausführgang der rudimentären Niere, welcher seinerseits aus dem ursprünglich linken Mantelhöhlenhorn hervorging. Dies wäre ein ontogenetisch verspätetes Auftreten gefestigter Zusammenhänge.

Es ist die eigenartige Erscheinung, daß ein so offenbar phylogenetisch altes Organ, wie der Gonopericardialgang, erst so spät angelegt wird — nämlich im erwachsenen Tier beim Übergang von männlicher zu weiblicher Geschlechtsfähigkeit —, wohl in demselben Sinne zu deuten. In diesem Falle ist der Grund hierfür der, daß dieser Gang

im weiblichen Stadium eine besondere Verwendung erhält und im männlichen Geschlecht noch nicht nötig ist. Solche Verschiebung findet sich ja zuweilen im Tierreich. Welcher Art die Funktion des Gonopericardialganges sein mag, will ich dahingestellt sein lassen, da ich bis jetzt keine physiologischen Experimente anstellen konnte.

Ein Gonopericardialgang ist bei Muscheln bekannt, doch stellt er dort eine Verbindung des Pericards mit dem gemeinsamen Endstück von Niere und Geschlechtsleiter dar. So bei *Leda sulculata* (Stempell 1898) und ebenfalls kürzlich für *Anodonta cellensis* Schröt. von Herbers (13) nachgewiesen. Im letzteren Falle hat er nur im Embryo eine offene Kommunikation mit dem Pericard; im erwachsenen Tier ist er blind geschlossen. Auch dort ist die phylogenetische Bedeutung dieses Ganges wohl eine ähnliche, wie in unserm Falle.

2. Über den primären oder sekundären Charakter des Hermaphroditismus der Prosobranchier.

Allgemein wurden bis vor kurzer Zeit noch die Prosobranchier mit wenigen Ausnahmen als diöcisch angesehen. Doch weisen die neueren Untersuchungen vielfach daraufhin, daß Zwittrigkeit in dieser Gruppe verbreiteter sein dürfte, als bisher angenommen wurde, denn die stark protandrische Erscheinungsform, in welcher sich zumeist hier die Zwittrigkeit findet, kann leicht Diöcie vortäuschen, besonders, wenn der zwittrige Übergangszustand nur kurze Zeit dauert. In diesem Sinne spricht sich auch Simroth in »Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches« schon aus. Es nimmt nicht Wunder, daß auch bei den Prosobranchiern Zwittrigkeit vielfach vorkommt, denn alle andern Gastropoden sind ja Zwitter. Demnach könnte man mit Simroth, neuerdings auch mit Otto (27) u. a. annehmen, daß auch die Vorderkiemer ursprünglich Zwitter waren und die Diöcie als sekundär erworben zu betrachten wäre, der Hermaphroditismus, welcher sich manchmal zeigt, also primärer Natur wäre. So sagt Otto: »Die Vorderkiemer waren zweifellos Zwitter, sie sind es noch vielfach, wenn man es auch der Protandrie wegen meist übersehen hat.« Nach von Brunn sollen ja auch die wurmförmigen Spermatozoen bei diöcischen Prosobranchiern als »weibliche Tendenz« im Hoden aufzufassen sein, also auch bei ausgesprochen getrenntgeschlechtlichen Formen noch Andeutungen ihres früheren Zwittertums vorhanden sein.

Andrerseits wird aber der Hermaphroditismus der Prosobranchier gewöhnlich als sekundär erworben aufgefaßt. Diese Ansicht gewinnt schon viel für sich, wenn man bedenkt, daß unter den Prosobranchiern

gerade die sessilen Formen der Gezeitenzone Zwittrigkeit zeigen, die mit Aufgabe der freien Ortsbewegung auch die Kommunikation der Geschlechter erschwert fanden und dann beide Geschlechtsprodukte hervorbrachten. Für den sekundären Charakter der Zwittrigkeit spricht dann aber weiter, daß diese bei den Prosobranchiern ganz anderer Art ist als bei den Pulmonaten und Opisthobranchiern. Dort haben wir einen besonderen Apparat für männliche und weibliche Funktion gleichzeitig nebeneinander entwickelt, hier funktionieren dieselben Teile des Zwitterganges einmal als männlicher, ein andresmal als weiblicher Ausführgang. Bei Prosobranchiern zeigt weiter vor allem der zwittrige Geschlechtsapparat bei weitem nicht die Komplikationen und Anhangsgebilde, wie sie bei Pulmonaten und Opisthobranchiern vorhanden sind. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich hierin eine primitive Entwicklungsstufe des Genitalapparates sehe, während mir die größeren Komplikationen dort auf ein späteres phyletisches Stadium hinzudeuten scheinen. Daß dieselben dem zwittrigen Genitalapparat der Prosobranchier fehlen, spricht mit dafür, daß sich hier erst sekundär in späterer Zeit der Übergang zum Zwitterstadium vollzogen hat.

Nach meiner Meinung ist nun auch das Verhalten meiner Tiere hierfür ein Beweis. Nichts erinnert in der Zwittrigkeit von *Calyptraea* und *Crepidula* an diejenige der Pulmonaten und Opisthobranchier, und es würde schwer halten, von letzteren ihren hermaphroditen Geschlechtsapparat abzuleiten. Gehen wir aber von diöcischen Formen aus, so stellt sich uns keine Schwierigkeit in den Weg. Bei getrenntgeschlechtlichen Prosobranchiern haben wir einen männlichen und einen weiblichen Apparat, welche beispielsweise für *Paludina* weitgehende Homologien in den Hauptabschnitten aufweisen, deren Differenzierung in beiderlei Geschlechtscharaktere schon früh in der Ontogenie sich vollzieht und im erwachsenen Tier zu völlig verschiedener Beschaffenheit des Apparates im männlichen und weiblichen Geschlecht führt. So erhält beispielsweise das Vas deferens einen sekundären Zuwachs in Gestalt eines bis an die Spitze des rechten Tentakels verlaufenden Ganges, welcher sich zuerst als offene Rinne anlegt, der weibliche Geschlechtsapparat dagegen wird vervollständigt durch Receptaculumbildung und Anlage verschiedener Drüsen. Wenn dann, wie bei unsern Tieren die Gonade befähigt wird, dank der latent vorhandenen anderen Geschlechtsfähigkeit, beide Geschlechtsprodukte hervorzubringen, was nacheinander und nicht nebeneinander erfolgt, so bilden sie beim Übergang zu weiblicher Tätigkeit die notwendigsten Eigentümlichkeiten des weiblichen Apparates aus, reduzieren diese

Komplikationen aber auf das allernotwendigste. Daher ist das Fehlen von Anhangsdrüsen bei unsern Tieren in diesem Sinne bemerkenswert. Es wird damit erreicht, daß die Umbildung im erwachsenen Tier nicht zu große Umwälzungen erfordert. Diesen Zustand haben wir bei *Calyptraea* und *Crepidula* vor uns. Es sind hier, wie wir sahen, nur wenig Neubildungen neben den Umbildungen nötig: der Penis wird rudimentär, der sekundäre Teil des männlichen Apparates — die Samenrinne — verstreicht bis auf ihren proximalen Teil, welcher zum Uterus nebst Receptaculum auswächst. Die Ampulle schwindet, wodurch die Erweiterung des Samenganges zum Oviduct ermöglicht wird; der Gonopericardialgang, welcher während des männlichen Stadiums überflüssig war, legt sich dann erst an.

Dieser Zustand der sekundären Zwittrigkeit wird noch einfacher erreicht bei der in der sonstigen Organisation bedeutend höher stehenden Familie der Capuliden. Hier zeigt schon der männlich funktionierende Apparat die Anfänge der später notwendig werdenden Neubildungen (Uterusanlage und Receptaculum), so daß die Umwälzung im Innern noch geringer wird beim Übergang zum weiblichen Stadium. Dies ist entschieden ein Fortschritt, der aus dem Prinzip der Vereinfachung erwachsen ist. Bei dieser Form stoßen wir nun auch schon auf eine Einrichtung, die wir weiter entwickelt bei Pulmonaten und Opisthobranchiern wiederfinden: in dem Vorhandensein eines kleinen Uterus und eines spermagefüllten Receptaculums haben wir ein Anzeichen dafür, daß hier das männlich funktionierende Tier manchmal — vielleicht aber auch regelmäßig — schon in diesem Stadium begattet wird. Es wird wahrscheinlich dort das Sperma für spätere Befruchtung, wenn das Tier Eier ablegt, aufbewahrt. So findet bei *Capulus* also eine wechselseitige Copula statt, worin ich einen Anklang an die Verhältnisse bei Opisthobranchiern und Pulmonaten sehe. Damit hat sich *Capulus* von der ursprünglichen Diöcie der Prosobranchier weiter entfernt als *Calyptraea* und *Crepidula*, bei denen wechselseitige Begattung unmöglich ist, da nur zwischen Übergangstieren eine erfolglose gegenseitige Copula stattfinden könnte.

Für den sekundären Charakter der Zwittrigkeit unsrer untersuchten Prosobranchier spricht schließlich noch der Umstand, daß wir hier zwei physiologisch ganz verschiedene Typen des Geschlechtsapparates realisiert sehen. Es ist nämlich bei Pulmonaten und Opisthobranchiern der Genitalapparat stets auf gleichzeitige Copula eingerichtet. Auch da, wo der morphologische Charakter des Apparates in den vielen Gruppen der Opisthobranchier sehr verschieden ist, trifft

dies, wie BRÜEL (7) zeigte, stets zu. Hier aber finden wir die zwei Gruppen (einerseits *Calyptraea* und *Crepidula*, anderseits *Capulus*) sehr verschieden in physiologischer Hinsicht, erstere für einseitige, letztere Form für wechselseitige Copula eingerichtet. Wenn nun die vielen Gruppen der Pulmonaten und der Opisthobranchier hierin unter sich physiologisch gleich bleiben, müßte man eine Erhaltung dieser vorteilhaften Eigentümlichkeit auch bei anderen Gastropoden erwarten, wenn diese wirklich alle von primär zwittrigen Ahnen abstammten.

Nach alledem ist wohl sicher der Hermaphroditismus bei den recenten Prosobranchiern als sekundär erworben anzusehen.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse der Arbeit.

1. Protandrischer Hermaphroditismus herrscht bei *Calyptraea sinensis*, *Crepidula unguiformis* und *Capulus hungaricus*.

1a. Alle drei Formen besitzen neben den typischen auch atypische Spermatozoen[1].

2. *Calyptraea* und *Crepidula* gleichen sich im Genitalapparat fast völlig; *Capulus* zeigt abweichende Verhältnisse.

3. Der Penis besitzt bei *Calyptraea* eine Spitzentasche; der von *Crepidula* ist statt dessen mit Drüsen an der Basis und einer Drüsenkappe an der Spitze ausgerüstet. Auch *Capulus* kommt (entgegen der üblichen Ansicht) ein Penis zu. Dieser ist ohne Spitzentasche und Drüsen.

4. Der Uterus endigt bei *Calyptraea* und *Crepidula* mit einem frei in die Mantelhöhle hineinhängenden, drüsenlosen, vaginalen Teil, der dem Uterus von *Capulus* völlig fehlt. Bei allen drei Formen besteht die Wandung des Uterus aus hohem, dreifach differenziertem Drüsenepithel.

[1] Während der Drucklegung meiner Arbeit las ich die Veröffentlichung von Dr. GUSTAV A. v. KEMNITZ: »Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoen-Dimorphismus« (Arch. f. Zellforschung XII. Bd. 4. Heft). Es findet sich darin folgende Stelle: »Tatsache .., daß bei dem einzigen bekannten hermaphroditen Prosobranchier Spermatozoen-Dimorphismus nicht vorkommt, ein Umstand, der zweifellos stark für einen Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmung spricht.«

Bei der zwittrigen *Valvata* kämen demnach keine oligo- oder apyrene Spermatozoen vor. Unser Befund an *Calyptraea*, *Crepidula* und *Capulus* zeigt, daß bei diesen zwittrigen Prosobranchiern regelmäßig die atypischen Spermien vorhanden sind. Damit wäre der Schluß des Verfassers, daß der negative Befund an atypischen Spermatozoen bei *Valvata* auf einen Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmung schließen ließe, bereits hinfällig.

5. *Calyptraea* und *Crepidula* besitzen im weiblichen Geschlecht einen Gonopericardialgang, der sich erst beim Übergang von männlicher zu weiblicher Funktion des Genitalapparates anlegt. Bei *Capulus* findet er sich dagegen nicht.

6. Während bei *Calyptraea* und *Crepidula* Um- und Neubildungen bei dem Übergang vom männlichen zum weiblichen Stadium eine große Rolle spielen, zeigt der Geschlechtsgang von *Capulus* in beiden Geschlechtern annähernd die gleiche Gestaltung.

7. Der Uterus entsteht bei *Calyptraea* und *Crepidula* als Zusatz zum männlichen Geschlechtsapparat durch Neubildung mit Verwertung des proximalen Teiles der Samenrinne; bei *Capulus* entwickelt er sich durch Drüseneinlagerung und Vergrößerung aus einer schon im männlichen Stadium vorhandenen Tasche.

8. Das Receptaculum bildet sich bei *Calyptraea* und *Crepidula* durch Ausstülpung von der Uterusanlage; bei *Capulus* ist es schon im männlichen Geschlecht vorhanden; über seine Herkunft könnten hier nur embryologische Untersuchungen Aufschluß geben. Das Receptaculum besteht bei den beiden ersteren Formen aus mehreren (drei, bzw. sechs) Schläuchen; bei *Calyptraea* sind diese sehr eng und verschlungen, mit blasigen Erweiterungen, welche das Sperma enthalten; bei *Crepidula* sind sie nicht so eng, auch nicht verschlungen, aber distal kolbig erweitert. Bei *Capulus* bildet dagegen das Receptaculum eine große Blase, deren kurzen, engen Ausführgang starke Ringmuskulatur umgibt.

9. Der Hermaphroditismus dieser Prosobranchiergruppen ist sekundär erworben. Seine Eigenart läßt sich leicht bei Ableitung von diöcischen Formen verstehen, denn er ist bei *Calyptraea* und *Crepidula* einerseits und *Capulus* andrerseits völlig verschieden ausgestaltet, während bei allen Pulmonaten und Opisthobranchiern, trotz morphologischer Verschiedenheit des Bauplanes des Genitalapparates, die Modalität des Hermaphroditismus völlig dieselbe ist.

10. *Calyptraea* und *Crepidula* stehen der wahrscheinlich ursprünglichen Diöcie der Prosobranchier noch näher als der im System höher stehende *Capulus*. Bei diesem ist wie bei Pulmonaten und Opisthobranchiern wechselseitige, bei *Calyptraea* und *Crepidula* nur einseitige Copulation möglich.

11. Der Gonopericardialgang ist als rechter Nierentrichter aufzufassen. Damit haben wir zum erstenmal am er-

wachsenen Tier eine Bestätigung der ontogenetisch gefundenen Tatsache, daß die rudimentäre rechte (ursprünglich linke) Niere zum Gonoduct bei den Monotocardiern umgewandelt wird.

Halle a. S., im Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

1. A. Amandrut, La Partie antérieure du Tube digestif et la Torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. des Sc. nat. Zool. VII. 1898.
2. F. Blochmann, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
3. L. Boutan, La cause principale de l'asymétrie des Mollusques Gastéropodes. Arch. de Zool. experimentale. III. Ser. Tom. VII. 1899.
4. Bouvier, Observations sur l'anatomie du Xenophora et de la Calyptrée. Bull. soc. phil. Paris. X. 1887.
5. J. Brock, Entwicklung der Geschlechtsapparate der stylommatophoren Pulmonaten usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
6. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III. Mollusca. II. Abteilg. Gastrop. prosobranchia. Leipzig 1896/1907.
7. L. Brüel, Über die Geschlechts- und Verdauungsorgane von Caliphylla mediterranea Costa: Ihr morpholog. Wert u. ihre physiol. Leistung. Halle 1904.
8. E. G. Conklin, The embryology of Crepidula. Journ. of Morphol. Vol. XIII. 1897.
9. J. M. Drummond, Development of Paludina vivipara. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1903.
10. Erlanger, a) Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. XVII. 1898.

    b) On the paired Nephridia of Prosobranches, the homologies of the only remaining nephridian of most Prosobranchs and the relations of the Nephridia to the Gonad and the Genital duct. Quart. Journ. Micr. Sc. XXXIII. 1892.
11. Cl. Grobben, a) Die Pericardialdrüse der Gastropoden. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1899.

    — b) Zur Kenntnis der Morphologie der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzber. Akad. Wien, Math.-Nat. Kl. V 103, Abt. 1. 1894.
12. B. Haller, a) Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morphol. Jahrb. XI. 1886.

    b) Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegglung durch die Kgl. Ital. Korvette »Vettor Pisani«. I.—IV. Morphol. Jahrb. 1888—1893.

    — c) Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig 1894.

    — d) Betrachtungen über die Ontogenese der Gonade und deren Mündungsverhältnisse bei niederen Prosobranchiern. Zool. Anz. XXIII. 1900.

13. K. Herbers, Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. 1913.
14. H. Kleinsteuber, Die Anatomie von Trochita, Calyptraea und Janacus. Suppl. d. Zool. Jahrb. XIII. Heft 3. 1913.
15. J. Kollmann, Über Verbindung zwischen Cölom und Nephridien. Baseler Festschrift z. Würzb. Jubil. 1882.
16. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. 1893.
17. P. Krüger, Ein neues Verfahren zur selektiven Bindegewebsfärbung. Arch. mikr. Anat. 1914.
18. A. Küttler, Die Anatomie von Oliva peruviana L. Zool. Jahrb. Suppl. Bd. IV. Heft 4. 1913.
19. Kuschakewitsch, Studien über die männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. Arch. f. mikr. Anat. 1913.
20. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. III, 1. Molluska. 1900.
21. Lenssen, a) Système digestif et système génital de la Neritina fluviatilis. La Cellule I, 16. 1899.
— b) Anatomie de Neritina fluviatilis. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.
22. S. Lo Bianco, Notizie biologiche riguardanti spezialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mittlg. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. XIII. 1899.
23. J. Meisenheimer, Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. 1901.
24. Meves, Über die sogenannten wurmförmigen Spermatozoen der Paludina und über ihre Entwicklung. Anat. Anz. Vol. XIX. Ergänzgsheft.
25. A. Naef, Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. I und II. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. III. Heft 3 u. 4. 1913.
26. J. H. Orton, On the Occurence of Protandric Hermaphroditism in the Mollusc Crepidula fornicata. Proc. R. Soc. London. Vol. LXXXI B. 1909.
27. Otto u. Tönniges, Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. LXXX. 1905.
28. R. Owen, On the anatomy of the Calyptraeids. Trans. zool. Soc. London. Vol. I. 1835.
29. P. Pelseneer, a) L'hermaphroditisme chez les Mollusques. Arch. de Biol. Tome XIV. 1896.
— b) Les reins, les glandes génitales et les conduits dans les Mollusques. Zool. Anz. XIX. 1896.
30. Perrier, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. sc. nat. Paris 1889.
31. Plate, a) Mitteilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. IX. Über Crepidula. Sitz-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Vol. XL. 1894.
— b) Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. Vol. IX. Anatomie. 1896.
32. H. Pohl, Über den feineren Bau des Genitalsystems von Polycera quadrilineata. Zool. Jahrb. Bd. XXI. 1905. (Anatomie.)

33. C. Rabl, a) Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Nat. IX. 1875.
— b) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. 86. Jahrg. 1883.
34. Salenski, Beiträge zur Entwicklung der Prosobranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XII. 1872.
35. J. Schapiro, Über Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation mit besond. Berücksichtigung einiger Nacktschneckenarten. Biol. Centralbl. Bd. XXII. 1902.
36. Scheidig, Zur Anatomie von Crucibulum ferrugineum. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. Bd. IV. 1911.
37. P. Schiemenz, Zusammenfassende Darstellung der Beobachtungen von Eisig, Rouzaud, Jourdain, Brock, Klotz usw. über die Entwicklung der Genitalorgane der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1888.
38. R. Schmidtlein, Beobachtungen über die Trächtigkeits- und Eiablageperioden verschied. Seetiere. Mittlg. Zool. Stat. Neapel. I. 1879.
39. A. Stecker, Über die Furchung und Keimblätterbildung von Calyptraea. Morphol. Jahrb. Vol. II. 1876.
40. P. Stepanoff, Über die Entwicklung von Calyptraea. Bull. Soc. Nat. Moscou. Vol. XLVI. 1873.
41. Thiele, a) Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl. XV. 1895.
— b) Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. f. Nat. XXV. 1891.
— c) Zur Coelomfrage. Zool. Anz. Bd. XXV. 1901.
42. M. Tobler, Anatomie von Parmophoros intermedius. Jen. Zeitschr. f. Nat. XXXVI. 1901.
43. Totzauer, Nieren- und Gonadenverhältnisse bei Haliotis. Zool. Anz. XXV. 1902.
44. Vayssière, Observations zoologiques sur le Crepidula Moulinsii. Journ. Conchyl. Vol. XLI. 1893.
45. H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Coelomfrage. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. Heidelberg 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Im allgemeinen gelten folgende Bezeichnungen und sind nicht im einzelnen angegeben:

ad, Atrialdrüse;
amp, Ampulle;
an, Anus;
bgh, Bindegewebshülle;
bgw, Bindegewebe;
dr, Drüsen;
drl, Drüsenlippe;
drw, Drüsenwulst;
ep, Epipodium;
fh, faserige Hülle;
g, Gonade;
gpg, Gonopericardialgang;
hbdr, Hypobranchialdrüse;
k, Kiemen;
m, Mantel;
me, Mesenchymelemente;

mhe, Mantelhöhlenepithel;
n, Niere;
ne, Nerv;
nö, Nierenöffnung;
ovd, »Oviduct«;
pap, Papille;
pc, Pericard;
pe, Pericardepithel;
pen, Penis;
pg ♂, Porus genitalis } im männl. bzw.
pg ♀, » » } weibl. Stadium;
ph, Pericardhülle;
rec, Receptaculum;
rpg, Renopericardialgang;
schm, Schalenmuskel;
sp, Sperma;
spt, Spitzentasche des Penis;
stl, Stützlamelle;
ut, Uterus;
vag, Vagina;
vdr, Verdauungsdrüse;
vgl, Visceralganglion;
wep, Wimperepithel;
wr, Wimperrinne;
zg, Zwittergang;
zg ♂, ♀, Zwittergang im männlichen bzw. weiblichen Stadium.

Tafel V—VIII.

Im allgemeinen gelten die Bezeichnungen auf S. 229.

Fig. 1a u. b. Schema des rein männlich, bzw. weiblich funktionierenden Geschlechtsapparates von *Calyptraea*. Allgem. Bez. Außerdem für a *pwr*, proximaler Wimperrinnenteil; *lap*, Lappenfortsatz der Penisspitzentasche *spt*.

Fig. 2a u. b. Schematische Darstellung des Genitalapparates von *Crepidula*; a in männlicher, b in weiblicher Beschaffenheit. Für a gelten außer den allgem. Bez.: *edr*, Einzeldrüsen; *drw*, Drüsenwulst.

Fig. 3a u. b. Schema des Genitalapparates von *Capulus*, a im männlichen, b im weiblichen Stadium. Allgem. Bez. und außerdem: *gt*, Geschlechtstasche.

Fig. 4. Anlage des Gonopericardialganges (*adg*). Reich. Obj. 7a, Oc. 2.

Fig. 5. Spätere Anlage des Gonopericardialganges. *fs*, Faserstränge. Allgem. Bez. Reich. Obj. 7a, Oc. 4.

Fig. 6a u. b. Penis von *Calyptraea*, a mit eingerolltem, b mit heraushängendem Lappen. *spt*, Spitzentasche; *lap*, lappenförmiger Fortsatz; *wr*, Wimperrinne.

Fig. 7a—d. Schnittbilder vom Gonopericardialgang von *Calyptraea*. Zwischen je 2 Zeichnungen liegen 4 Schnitte. Allgem. Bez. Reich. Obj. 3, Oc. 4.

Fig. 8. Drüsige Ausmündung des Gonopericardialganges aus dem Pericard bei *Calyptraea*. Allgem. Bez. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

Fig. 9a u. b. Uterus von *Calyptraea*, a von unten, b von oben gesehen. Nach makroskop. Präpärat. Allgem. Bez. Vergröß. etwa 20.

Fig. 10. Teilschnitt durch den Uterus von *Calyptraea*. Außer den allgem. Bez. *stz*, Stützzelle; *drk*, Drüsenzellkern; *hk*, Kern der Hülle. Reich. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2.

Fig. 11. Längsschnitt durch den Uterus von *Calyptraea*. Der proximale Uterusteil mit der Oviductmündung ist auch angeschnitten. Allgem. Bez. und *ovdm*, Oviductmündung. *hdrb*, helles (hier nicht scharf abgegrenztes) Drüsenband. Reich. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 12. Längsschnitt durch das Receptaculum von *Calyptraea*. Allgem. Bez. *ag*, Ausführgänge; *recbl*, blasenförmige Erweiterungen der Receptaculumschläuche; *sp'* Sperma dem Ausführgang zugewandt. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

Fig. 13. Querschnitt durch die Ausführgänge des Receptaculums. Allgem. Bez. *mf*, Muskelfasern. Reich. Hom. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 14a–h. Mehrere Schnitte durch die Uterusanlage eines Übergangstieres. Folge der Schnitte: 1, 8, 16, 24, 32, 40, 50, 65. Allgem. Bez. und: *utan*, Uterusanlage; *reca*, Receptaculumanlage; *brs*, Bruchsack des Mantels. Reich. Obj. 3, Oc. 4.

Fig. 15. Penis von *Crepidula*, längs. Allgem. Bez., außerdem: *edr*, Einzeldrüsen; *drw*, Drüsenwulst. Reich. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 16. Querschnitt durch die Penisspitze von *Crepidula*. *wr*, Wimperrinne; *drw*, Drüsenwulst; *bl*, Blutlacune. Reich. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 17. Drüsenwulst der Penisspitze von *Crepidula*. *kdr*, Drüsen mit körnigem; *hdr* solche mit homogenem Secret; *stz*, Stützzellen. Reich. Hom. Imm. 1/12, Oc. 4.

Fig. 18. Starke Schleimdrüsenwucherungen im »Oviduct« und Gonopericardialgang von *Crepidula*. Allgem. Bez., außerdem: *w*, Wucherungen; *sekr*, Secret; *psep*, Pseudoepithel. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

Fig. 19. Differenzierte becherförmige Drüse inmitten der andren Uterusdrüsen von *Crepidula*. Allgem. Bez., außerdem: *stz*, Stützzellen; *sekr*, Secret; *pl*, Plasma. Reich. Hom. Imm. 1/12, Oc. 4.

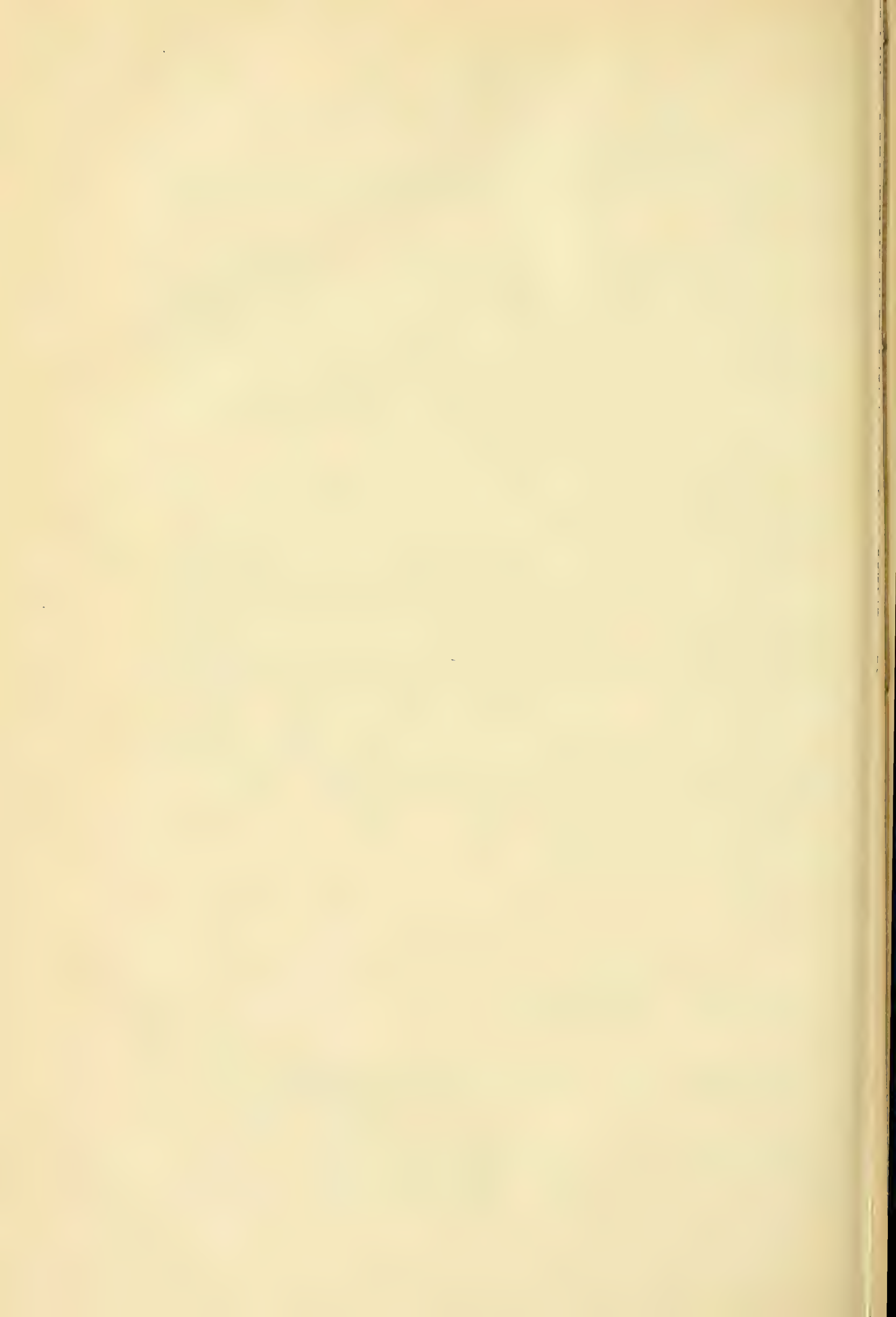
Fig. 20. Receptaculumwandung von *Crepidula*. *mh*, muskulöse Hülle; *ep*, Epithel; *sp*, Spermatozoen. Reich. Hom. Imm. 1/12, Oc. 4.

Fig. 21a. Epithelwucherungen in der verstreichenden Ampulle von *Crepidula*. *ovc*, Ovocyten; *bgh*, Bindegewebshülle; *epw*, Bindegewebswucherungen. Reich. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 21b. Ein Stück aus Fig. 21a stärker vergrößert. Bezeichnungen wie dort; außerdem: *kö*, Körner in den blasigen Zellen. Reich. Hom. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 22. Öffnung der männl. Geschlechtstasche von *Capulus* in die Mantelhöhle. *w*? eventuell abgefallene Wimpern; *gt*, Geschlechtstasche; *rect*, Rectum; *ap*, Anuspapille; *vl*, Verschlußlappen der Geschlechtstasche. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

Fig. 23. Receptaculumstiel von *Capulus*. *m*, Muskeln, *ep*, Eipthel; *sp*, Sperma. Reich. Obj. 5, Oc. 2.



Neue Beiträge zur Biologie von Lomechusa und Atemeles,

mit kritischen Bemerkungen über das echte Gastverhältnis.

[205. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.][1].

Von

E. Wasmann, S. J.

(Valkenburg, L. Holland.)

Mit 2 Figuren im Text, Tafel IX und X und einer statistischen Karte.

Kurze Inhaltsübersicht.

I. Teil. Kritische Bemerkungen zu JORDANS Arbeit.

II. Teil. Kritische Beiträge zur Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung von *Lomechusa* und *Atemeles*.

A. Aus der Statistik der *sanguinea*-Kolonien von Exaten.

B. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsstände von *Lomechusa* und *Atemeles*. Viviparität oder Ovoviviparität?

C. Übersicht über die Entwicklungsstadien von *Lomechusa* und *Atemeles*.

(Ein ausführliches Inhaltsverzeichnis folgt am Schlusse der Arbeit.)

I. Teil.

Kritische Bemerkungen zu Jordans Arbeit.

Die äußere Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit ist folgende. Im Frühling 1914 sind es gerade 30 Jahre, daß ich meine biologischen Studien über *Atemeles* und *Lomechusa* begann. In der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie (CVII, Heft 2) erschien nun kürzlich eine Arbeit von KARL HERMANN CHRISTIAN JORDAN, »Zur Morphologie und Biologie der myrmekophilen Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles* und einiger verwandter Formen«. Da dieselbe neben einer histologischen Untersuchung über *Lomechusa* und *Atemeles* eine Reihe irreführender und rückständiger Angaben über den Stand der Frage des echten Gastverhältnisses, über die Biologie von *Lomechusa* usw.

[1] Das Manuskript dieser Arbeit wurde bereits im Juni 1914 druckfertig an die Redaktion gesandt. Durch den Krieg wurde jedoch der Beginn des Druckes verzögert bis Ende April 1915.

enthält, schien es mir nötig, hier vorerst einige kritische Bemerkungen zu geben, damit jene Irrtümer rechtzeitig berichtigt werden; jede persönliche Polemik liegt mir dabei völlig ferne. Ein großer Teil der irrtümlichen Punkte führt sich auf unzureichende Literaturkenntnis des Verfassers zurück; deshalb wird im Anhang ein Verzeichnis meiner diesbezüglichen Arbeiten folgen; andre Literatur wird überdies in Anmerkungen zitiert werden.

1. In der Einleitung sagt Jordan (S. 347): »In der Literatur liegen nur über drei myrmekophile Tiere histologische Arbeiten vor, und zwar sind dies die Arbeiten Escherichs[1] über *Paussus*, Schimmers über *Myrmecophila* und Krügers über *Claviger*. Wohl ist auch Wasmann auf diesem Gebiete tätig gewesen, jedoch sind seine Arbeiten nicht gerade eingehend, so daß sich manche Lücken und einige irrige Deutungen ergeben.«

Von den hier erwähnten Arbeiten enthält jene von Escherich nichts über die myrmekophilen Drüsensysteme von *Paussus*, die erst von mir (1903, Nr. **134**) beschrieben wurden. Desgleichen ist auch in der Arbeit von Raffray[2] über *Pentaplatarthus* nichts darüber zu finden. Auch Schimmers Arbeit über *Myrmecophila* bietet nichts über myrmekophile Drüsen, zumal diese Grylliden nicht zu den eigentlichen Symphilen gehören. Dagegen behandelt Krügers[3] vortreffliche Studie über *Claviger* eingehend die Exsudatgewebe dieses echten Gastes, wobei die von mir (S. 201—206 der Arbeit Nr. **134**) gegebenen Resultate wesentlich bestätigt und erweitert wurden. Die Arbeiten von Reichensperger, Trägårdh und Andries werde ich unten noch erwähnen. Die Andeutung bei Jordan über »die nicht gerade eingehenden Arbeiten« von mir über die Histologie der Myrmekophilen bezieht sich wohl auf die obenerwähnte Arbeit Nr. **134** »Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses« (Biol. Zentralbl. 1903), wo zum erstenmal ein anatomisch-histologischer Überblick über die Exsudatorgane und Exsudatgewebe der Haupttypen der echten Ameisengäste und Termitengäste gegeben wurde auf Grund von zahlreichen Schnittserien, die etwa 20 000 Schnitte umfassen. Daß in einer derartigen Übersicht

[1] Zur Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus* (Zool. Jahrb. System. XII, 1898, S. 27—70, mit Tafel). Im Literaturverzeichnis bei Jordan fehlt übrigens auch diese Arbeit (S. 385), Raffrays Arbeit selbstverständlich ebenfalls.

[2] Recherches anatomiques sur le *Pentaplatarthus paussoides* (Nouv. Arch. Mus. Paris (3) IV. 1892, p. 91—102, mit Tafel). Der Bombardierapparat wird beschrieben; ebenso auch bei Escherich.

[3] Beiträge zur Anatomie und Biologie des *Claviger testaceus* (Ztschr. f. wiss Zool. XCV. 1910, Heft 2, mit 2 Taf.).

»manche Lücken« vorhanden sind, ist selbstverständlich; auch »einige irrige Deutungen« werde ich gerne zugeben, soweit sie nachgewiesen, nicht aber bloß untergelegt werden.

Eine irrtümliche Unterlegung findet sich jedenfalls in folgenden Sätzen bei JORDAN (S. 347): »WASMANN verlegt den Sitz der Exsudation bei allen Ameisengästen, die er in seiner Arbeit erwähnt, in ein besonderes Gewebe, das er Exsudatgewebe nennt. KRRÜGER konnte nun in seiner Arbeit WASMANN insofern widerlegen, als er zahlreiche Drüsen fand, die das den Ameisen angenehme Sekret produzieren.« Diese Angaben sind in mehrfacher Beziehung irreführend. Erstens habe ich in jener Arbeit, wie schon aus der Übersicht (S. 70) hervorgeht, dreierlei verschiedene Arten von »Exsudatgeweben« bei den echten Ameisengästen und Termitengästen unterschieden, je nach der Beschaffenheit der Cuticula bei den betreffenden Insekten. Bei den myrmekophilen Staphyliniden mit chitinösen, aber frei beweglichen Hinterleibsringen (*Lomechusa* und *Atemeles*) hielt ich das stark entwickelte Fettgewebe für das eigentliche Exsudatgewebe. Bei symphilen Koleopteren mit geschlossenem Chitinpanzer (*Claviger* und *Paussus* unter den Myrmekophilen, *Chaetopisthes* unter den Termitophilen) beschrieb ich dagegen als Exsudatgewebe zum erstenmal ein »adipoides Drüsengewebe«, das in seinen Färbungsreaktionen zwar dem Fettgewebe vielfach gleicht, aber aus mehr oder minder großen Gruppen einzelliger Drüsen mit Sammelbläschen, Ausführungskanälchen und oft (bei *Paussus*) verästelten Kernen besteht. Bei physogastren Termitophilen mit membranösem Hinterleib glaubte ich endlich das stark entwickelte feinkörnige »Blutgewebe« als nächste Exsudatquelle hinstellen zu müssen. Der von JORDAN in der Zusammenfassung seiner »Ergebnisse« (S. 384, Nr. 3) aufgestellte Satz: »Das Exsudatgewebe im WASMANNschen Sinne ist nichts andres als typisches Fettgewebe« — ist daher offenbar ganz falsch.

Zweitens hat KRÜGER meine Befunde über das Exsudatgewebe bei *Claviger* nicht »widerlegt«, wie JORDAN vorgibt, sondern wesentlich bestätigt und erweitert: »Die von WASMANN entdeckten Drüsen wurden eingehender untersucht« (S. 357, s. auch S. 332 ff.). Berichtigt hat KRÜGER meine Anschauung hauptsächlich darin, daß nach ihm die Ausführungsgänge der einzelnen Drüsenzellen sich nie vereinigen, sondern stets bis zur Mündungsstelle getrennt verlaufen, was mir zweifelhaft geblieben war. Seine Erklärung scheint auch mir jetzt die richtige und auch meiner Abbildung (in Nr. 134, S. 203, Fig. 5) besser zu entsprechen. — Bezüglich der Paussiden hat REICHENS-

PERGER[1] die Stirndrüse von *Hylotorus Caroli* beschrieben, welche jener, die ich bei *Paussus cucullatus* entdeckt hatte, ähnlich ist, aber weniger den Eindruck eines Pseudoacinus macht als bei *Paussus*. *Hylotorus* ist eine parasitisch degenerierte Gattung, und die Stirndrüse ist weniger umfangreich als bei *P. cucullatus*, wo ich ähnliche Drüsensysteme auch im Fühlerbecher, im Prothorax und im Hinterleib (entsprechend den äußern Exsudatorganen) nachweisen konnte. Während ich im Zweifel blieb, ob nur die Ausfuhrgänge der einzelnen Pseudoacini oder diejenigen sämtlicher Zellen derselben getrennt münden, fand REICHENSPERGER die Kanälchen der einzelnen Zellen bis zum Cribellum getrennt. Nach nochmaliger Prüfung meiner Schnittbilder bin ich geneigt, auch für *Paussus* dieselbe Trennung anzunehmen, zumal die Zahl der zum Cribellum konvergierenden Kanälchen der Stirndrüse eine zu große ist, als daß sie nur der Zahl der Drüsenbündel entsprechen könnte (s. auch das Photogramm in Nr. **134**, S. 240, Fig. 10).

Bezüglich der physogastren Aleocharinengattung *Termitomimus* glaubt TRÄGÅRDH[2], daß hier das mächtig entwickelte Fettgewebe, nicht aber das Blutgewebe (wie bei *Xenogaster* und einigen andren von mir [Nr. **134**] untersuchten Termitophilen) das eigentliche Exsudatgewebe sei. Zu den Arbeiten über Anatomie und Histologie der Termitophilen seien noch jene von mir[3], ASSMUTH[4] und BUGNION[5] über die Dipterengattung *Termitoxenia* erwähnt, ferner die Untersuchung der myrmekophilen *Microdon*-Larven durch MARIE ANDRIES[6]; letztere Larven gehören jedoch nicht zu den Symphilen; die Exuvialdrüsen derselben werden von ihr (S. 350 ff.) beschrieben.

2. Bei Besprechung der »Physogastrie« sind bei JORDAN (S. 351 ff.) wiederum mehrfache Mißverständnisse unterlaufen. Ich soll dieselbe als »fast wichtigstes Merkmal der Symphilie« bezeichnet haben. An der betreffenden Stelle meiner Arbeit Nr. **134** (S. 66), auf welche er sich vermutlich bezieht[7], wird nur gesagt: »Speziell bei

[1] Zur Kenntnis von Myrmekophilen aus Abessinien I. (Zool. Jahrb. System. XXXV. 1913, Heft 2), S. 196 und Taf. VI, Fig. 1 u. 2.

[2] Description of Termitomimus (Zoologiska Studier, 1907).

[3] Nr. **124** und **137**.

[4] *Termitoxenia Assmuthi* Wasm., anatom.-histol. Untersuchung (Nova Acta Leopold. XCVIII. Nr. 2, mit 11 Tafeln. Halle 1913).

[5] *Termitoxenia*, Etude anatomo-histologique (Ann. Soc. Ent. Belg. LVII, 1913, fasc. 1).

[6] Zur Systematik, Biologie und Entwicklung von *Microdon* (Ztschr. f. wiss. Zool., CIII, 1912, Heft 2, mit 3 Taf.).

[7] Genau zu citieren pflegt JORDAN überhaupt nicht.

Termitengästen steht mit der Symphilie häufig eine hochgradige Physogastrie in Verbindung«. Also nur von gewissen Termitophilen ist hier die Rede, nicht von allen, geschweige denn von den symphilen Myrmekophilen, wo eine hochgradige Physogastrie sogar sehr selten ist. Bei sämtlichen myrmekophilen Paussiden fehlt sie ebenso wie bei *Chaetopisthes* und Verwandten unter den Termitophilen, trotz der starken Entwicklung des symphilen Exsudatgewebes (hier Drüsengewebe) bei diesen Gattungen. Unter den myrmekophilen Staphyliniden findet sich hauptsächlich nur bei einigen Dorylinengästen (s. besonders meine Arbeiten Nr. **95**, **114**, **138** u. **164**) eine bemerkenswerte Physogastrie (z. B. bei *Ecitophya*, *Dorylomimus*, *Mimeciton*). Hier steht sie wohl teilweise mit der Mimikry in Verbindung, ist aber damit nicht kausal erklärt. Jordan (S. 351) meint, »der ausschlaggebende Faktor« bei der Physogastrie sei auch bei den Termitophilen allgemein die Mimikry, ja er läßt sie bereits eine Vorbedingung für die Termitophilie sein, wenn er sagt: »Ohne solche mimetische Anpassungen ist wohl ein Eindringen in die Termitenkolonie schwerlich zu denken.« Die auffallende Physogastrie so vieler termitophiler Aleocharinen ist aber sicher erst als eine Folgeerscheinung der Termitophilie aufzufassen, da sie bei ihren freilebenden Verwandten fehlt, sowie auch bei manchen termitophilen Aleocharinengattungen, die nur Synoeken sind (z. B. *Termitusa*). Wir müssen die Physogastrie dort, wo sie vorhanden ist, doch meist (nicht ausschließlich) mit der Ernährungsweise der betreffenden Gäste in Verbindung bringen. Diese braucht aber keineswegs immer eine »Fütterung« von seiten der Wirte zu sein, durch welche sie dieselbe Nahrung erhalten wie die Brut der sexuellen Kasten. Sie kann auch eine parasitische Ernährung sein (bei *Termitoxenia* das Aussaugen der Termitenbrut) oder sogar eine räuberische (bei den *Orthogonius*-Larven, welche nach Escherich und Assmuth Termitenfresser sind). Sie braucht auch keineswegs immer auf einer Hypertrophie des Exsudatgewebes zu beruhen. Bei *Ecitophya* (s. Nr. **114**, S. 229 [15 Separ.]) und *Termitoxenia* (s. N. **124**, **134** und die Taf. IX, Fig. 1 in vorliegender Arbeit) entsteht sie hauptsächlich durch die riesige Größe der reifen Eier, bei *Xenogaster* beruht sie in beiden Geschlechtern primär auf der kropfförmigen Erweiterung des Vorderdarms, sekundär auf der starken Entwicklung des Genitalsystems, besonders der Eier, bzw. der Hoden (s. Taf. IX, Fig. 2 u. 3, und Nr. **134**, S. 299 ff.). In andern Fällen, z. B. für *Timparthenus regius* Silv. (s. Taf. IX, Fig. 4) ist sie noch nicht anatomisch untersucht worden, aber wahrscheinlich auf ähnlicher Grundlage beruhend wie bei

den viviparen Gattungen *Corotoca* und *Spirachtha* nach Schiödte[1] und bei der Gattung *Xenogaster*.

Für die Erklärung der Physogastrie sind also mancherlei verschiedene Momente zu berücksichtigen, und man muß sich von jeder einseitigen Schablone ferne halten. Hiermit erledigt sich von selber, was Jordan (S. 352) ohne viel Tatsachenkenntnis über die angebliche Verallgemeinerung der Physogastrie durch einen voreiligen Analogieschluß von den Termitengästen auf die Ameisengäste sagt. Speziell bei *Lomechusa* und *Atemeles* wird niemand im Ernste von einer eigentlichen Physogastrie reden, da bei ihnen der ganze Körper verbreitert und verkürzt ist. Welche Bedeutung für die Ameisenmimikry der kugelförmig aufgerollte Hinterleib und die ausgehöhlten Halsschildseiten dieser Käfer haben, ist von mir anderswo näher gezeigt worden (schon 1890, Nr. **11**, S. 62, besonders aber Nr. **164**, S. 46ff.).

3. Wenden wir uns nun zur Histologie von *Lomechusa* und *Atemeles*. Hier meint Jordan, ich hätte die überaus reich mit Trichomen besetzten »Seitenzipfel« der ersten freien Hinterleibssegmente — die jedem Beobachter sofort auffallen — »völlig außer acht gelassen« (S. 353), ja »gar nicht einmal erwähnt« (S. 355). Das entspricht nicht den Tatsachen. Ich habe jene Zipfel wohl bemerkt, auch besonders hervorgehoben und abgebildet (Fig. 1 in Nr. **134**, S. 196), aber ich habe sie eben nicht »Seitenzipfel« genannt, sondern »borstentragende Zipfel« oder »zipfelförmig ausgezogene Seitenecken der ersten freien dorsalen Hinterleibsringe« (S. 197) oder »borstentragende Segmentzipfel« oder »vorgezogene, borstentragende Chitinzipfel« (S. 198). Wie Jordan da behaupten kann, ich hätte die von ihm vorgeblich entdeckten »Seitenzipfel« nicht erwähnt, ist mir unverständlich.

Auf Taf. IX, Fig. 8 gebe ich eine Photographie von *Lomechusa*, welche die gelben Haarbüschel an den Seitenzipfeln der vier ersten freien Hinterleibssegmente sehr schön zeigt bei ausgestrecktem Hinterleibe. Gewöhnlich trägt *Lomechusa* (und *Atemeles*) den Hinterleib halb aufgerollt, wie Taf. IX, Fig. 7 zeigt.

Eine wirkliche Differenz zwischen Jordan und mir findet sich in der Erklärung der mikroskopischen Bilder auf den Schnittserien. Jordan glaubt, daß hier das Fettgewebe gar nicht als »Exsudatgewebe« beteiligt sei, sondern nur kolbenförmige Drüsenzellen, die zwischen den borstentragenden Sinneszellen unmittelbar unter der Cuticula stehen: »Diese Zellen sind als die eigentlichen myrmekophilen

[1] Corotoca og Spirachtha: Staphyliner, som föde levende Unger, og ere Huusdyr hos en Termit. Kopenhagen 1854, mit 2 Taf.

Drüsenzellen anzusprechen, und wegen der großen Anzahl, die im Zipfel vorhanden ist, scheinen sie auch die alleinigen Träger der Sekrete zu sein« (S. 354). Ich hatte dagegen das stark entwickelte Fettgewebe bei *Lomechusa* und *Atemeles* für das eigentliche Exsudatgewebe gehalten, dessen Exsudat durch einen Ausfuhrgang im »membranösen Zwischenzipfel«, der zwischen den borstentragenden Chitinzipfeln (Seitenzipfeln) der Segmente liegt und durch deren Verbindungsmembran gebildet wird, ausgeschieden würde. Die zwischen der Basis der borstentragenden Zellen liegenden kolbenförmigen Zellen hatte ich nicht gewagt, für die myrmekophilen Drüsenzellen zu halten; denn ihnen fehlt das für die myrmekophilen Drüsen von *Claviger*, *Paussus* und *Chaetopisthes* so charakteristische Bläschen, und sie stehen zudem nur isoliert, ohne sich zu Bündeln zu vereinigen wie bei letzteren. Ferner vermochte ich den Zusammenhang jener isolierten Zellen mit Porenkanälen der Cuticula nicht sicher zu erkennen. Auch schien mir die Zahl und Größe derselben zu gering, um ein so reiches Exsudat zu liefern, wie es die eifrige Beleckung von *Lomechusa* und *Atemeles* durch die Ameisen an den gelben Haarbüscheln der Hinterleibsseiten zu erfordern schien. Da ich nun aber bei Käfern mit geschlossenem Chitinpanzer wie *Claviger* usw. ein ganz andres Drüsengewebe als symphiles Exsudatgewebe gefunden hatte, das bei den Staphyliniden mit frei beweglichen Hinterleibsringen fehlt, hielt ich bei *Lomechusa* und *Atemeles* das Fettgewebe für das eigentliche Exsudatgewebe, und die membranösen Zwischenzipfel der Segmentränder für die Ausscheidungsstellen des Exsudats, das dann an den Trichomen verdunstet.

Nach der Ansicht von Jordan sind die das Exsudat liefernden Zellen bei *Lomechusa* und *Atemeles* nur einfache Hautdrüsen, die aus umgewandelten Hypodermiszellen hervorgegangen sind. Für diese Auffassung scheint zwar der Umstand zu sprechen, daß jene Käfer auch an rein chitinösen Körperstellen (z. B. an den dicken Halsschildrändern) von ihren Wirten beleckt werden, wenn auch nicht so anhaltend wie an den Hinterleibszipfeln (Haarbüschelregion). Jordan fand auch z. B. im Halsschild ähnliche Gebilde wie die Drüsen des Abdomens, aber viel kleinere und kaum kolbenartig und mehr den normalen Hypodermiszellen ähnlich (S. 357). Diese Zellen traf er aber auch bei einigen andern myrmekophilen Staphyliniden, die nicht von den Ameisen beleckt werden, ja auch bei nicht myrmekophilen Arten (S. 360 ff.). Bei *Dinarda* sind sie besonders zahlreich. »Es muß daher auffallen, daß *Dinarda* als naher Verwandter von *Lomechusa* und *Atemeles* zahlreiche Hautdrüsen hat, ohne daß sie beleckt wird.«

Unter unsern *Dinarda*-Formen nähert sich nach meinen Beobachtungen *D. Märkeli* (bei *Formica rufa*) am meisten der Symphilie; aber auch bei ihr ist keine Beleckung zu konstatieren, sondern höchstens eine gelegentliche flüchtige Berührung ihrer Hinterleibsspitze mit dem Munde einer Ameise. Daher erscheint es mir auch bei *Lomechusa* und *Atemeles* noch nicht sichergestellt, daß die Hautdrüsen allein es sind, welche das symphile Exsudat liefern.

Das große Drüsensystem im Hinterleib von *Lomechusa* und *Atemeles*, welches Jordan (S. 364ff.) als »Schreckdrüsensystem« bezeichnet, hatte ich in meiner Arbeit (Nr. **134**) nicht erwähnt, weil ich es für ein den Analdrüsen der Carabiden (Dierckx) analoges System hielt, das mit der symphilen Exsudatfunktion nicht zusammenhängt. Jordan gibt eine nähere Beschreibung derselben. Ihm entstammen die bekannten »Geruchssalven«, durch welche *Atemeles* und *Lomechusa* die Angriffe feindlicher Ameisen abwehren (s. unten).

4. Ich komme jetzt zur »Biologie« von *Lomechusa* und *Atemeles*, welche Jordan weiterhin (S. 369ff.) behandelt. Hier ist vieles zu berichtigen, weil der Verfasser seine noch im Anfangsstadium befindlichen eigenen Erfahrungen nicht hinreichend kontrolliert hat durch die schon bestehende Literatur. Infolgedessen hat er nicht nur manches, was schon bekannt war, für neu gehalten, sondern auch Irrtümer, die von andern früher begangen und dann berichtigt worden waren, nochmals begangen und als neue Entdeckungen hingestellt. Da ich seit 30 Jahren mit besonderer Vorliebe die Lebensweise von *Lomechusa* und *Atemeles* verfolgt habe, während mehrerer Jahrzehnte in den betreffenden Monaten fast täglich jene Käfer und deren Larven in den Ameisennestern aufsuchte, für *Lomechusa* überdies eine Statistik der Wirtskolonien bei Exaten in Holländisch Limburg und bei Luxemburg durchführte[1], ferner überdies Jahr für Jahr *Lomechusa* und *Atemeles* mit ihren Wirten in Beobachtungsnestern im Zimmer hielt und ihre Beziehungen zu den normalen Wirten wie zu Ameisen fremder Arten experimentell studierte und registrierte, hat sich ein überreiches Beobachtungsmaterial angesammelt, das einige Bände ausmachen würde, wenn es nach den stenographischen Tagebuchnotizen veröffentlicht würde. Bisher bin ich leider wegen andrer Arbeiten und wegen Kränklichkeit nicht zur Durcharbeitung dieses Materials gekommen. Deshalb kann ich nur auf einige Punkte verweisen, die schon in früheren Arbeiten von mir erwähnt sind und — hauptsächlich im II. Teile

[1] S. die Arbeiten Nr. **131** und **168**; ferner den II. Teil der vorliegenden Arbeit, A.

der Arbeit — einiges Neue beifügen. Die große Zahl der Publikationen, in denen meine Beobachtungen und Versuche seit 28 Jahren behandelt sind, erschwert allerdings das Literaturstudium. Aber bei JORDAN ist die diesbezügliche Literaturkenntnis doch eine gar zu dürftige, wie auch sein Literaturverzeichnis (S. 386) zeigt, wo viele meiner hauptsächlichen Arbeiten fehlen (vgl. mein Literaturverzeichnis am Schlusse der vorliegenden Arbeit).

Nur ein relativ unbedeutender Irrtum ist es, wenn JORDAN (S. 318) für *Lomechusa* und *Atemeles* angibt, »daß diese eine Vorliebe für hügelige und bergige Gegenden zeigen«. Diese Begründung für die Seltenheit jener Käfer in der nächsten Umgebung Leipzigs ist in ihrer Allgemeinheit unrichtig, wie aus meinen Beobachtungen in Holland, Rheinland, Westfalen, Luxemburg, Böhmen und Vorarlberg hervorgeht. Auch im Flachlande, z. B. von Holländisch Limburg, wo viel Heide und Kiefernwald und Laubgebüsch sich finden, sind die genannten Käfer häufig; allein bei Exaten habe ich *Lomechusa strumosa*, *Atemeles emarginatus* und *paradoxus* zu vielen Hunderten angetroffen. Diese Arten sind über ganz Mitteleuropa fast gleichmäßig verbreitet, am zahlreichsten ist meist *Atemeles emarginatus*, entsprechend der Häufigkeit seines Larvenwirtes *Formica fusca*. Nur die größeren Arten und Rassen von *Atemeles*, die wahrscheinlich die spätesten Anpassungsformen an die betreffenden Larvenwirte[1] darstellen (s. meine Arbeiten Nr. **149**, **154**, **179** u. **180**), zeigen lokale Beschränkung; von ihnen ist *At. pubicollis* (bei *F. rufa*) relativ am weitesten verbreitet; *At. pubicollis Foreli* (bei *F. sanguinea*), *pubicollis truncicoloides* (bei *F. truncicola*) und *At. pratensoides* (bei *F. pratensis*) sind überhaupt erst von vereinzelten Fundorten bekannt.

Die Beleckung von *Lomechusa* beschreibt JORDAN eingehend (S. 369 ff.). Dabei behauptet er, daß weder ich noch ein andrer Autor bisher auf die Beleckung der »Seitenzipfel« näher eingegangen sei, die ich auch histologisch nicht beachtet haben soll. Daß letzteres unrichtig ist, wurde bereits oben gezeigt; nur der Name »Seitenzipfel« ist neu. Das nämliche gilt auch für die Beleckung desselben durch die Ameisen. Daß die vorspringenden gelben Haarbüschel der Hinterleibsseiten, die mit den Seitenzipfeln reell identisch sind, hauptsächlich

[1] Über die Unterscheidung zwischen Larvenwirten (Sommerwirten) und Käferwirten (Winterwirten) bei *Atemeles* s. die oben citierten Arbeiten, namentlich Nr. **180**. Die regelmäßige Doppelwirtigkeit der *Atemeles* und ihren biologischen Saisondimorphismus habe ich übrigens seit 1891 (Nr. **20**, S. 336) für *Atemeles emarginatus* und *paradoxus* schon festgestellt, für *Atemeles pubicollis* seit 1894 (Nr. **34**).

beleckt werden, ist schon oft beschrieben worden; zuerst 1855 von Ch. Lespès für *Atemeles* »*paradoxus*«; dann von mir für eine Reihe von *Atemeles*-Arten seit 1886 (Nr. **1**, S. 54), wo ebenfalls bemerkt wird, daß die Ameise »die gelben Haarbüschel mit besonderer Behaglichkeit durch den Mund zieht«; ferner von mir für *Lomechusa strumosa* oftmals seit 1888 (Nr. **5**, S. 66ff. Sep.), später auch mehrmals von H. Donisthorpe[1].

Die Versuche, welche Jordan (S. 371ff.) über das Verhalten von *Lomechusa* zu fremden Ameisen anstellte, enthalten manche interessante Einzelheiten über die Bedeutung des »Schreckdrüsensystems« dieser Käfer. Übrigens waren die »Geruchssalven« schon bekannt, welche *Atemeles* und *Lomechusa* beim Hochbiegen des Hinterleibs zur Abwehr feindlich angreifender Ameisen abgeben. Für *Atemeles* verweise ich auf Nr. **5** (1888), S. 42 und 46 Sep., wo diese Geruchssalven ausdrücklich erwähnt und der »defensive Charakter« des *Atemeles*-Geruches besonders betont wird; für *Lomechusa* besonders auf »Die internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa*« (Nr. **24**)[2], z. B. S. 644 und 657[3]. Daß der Geruch, den die *Atemeles* in einem Fangglase bei warmem Wetter von sich geben, die Betäubung und den Tod sowohl der begleitenden Ameisen als auch der Käfer selber verursachen kann, wurde schon 1888 (Nr. **5**, S. 43 Sep.) berichtet. Die *Atemeles* und die *Myrmica* »wurden durch denselben wie berauscht, taumelten umher und fielen schließlich in eine Betäubung, aus der manche nicht mehr erwachten«; »auf die *Myrmica* schien der Geruch noch schneller betäubend zu wirken als auf die *Atemeles*«. »Es ist der Geruch eines flüchtigen ätherischen Öls von eigentümlichem Aroma«. »Ich verglich mehrere Äther, namentlich den Oxalsäureäther« und fand das Aroma des *Atemeles*-Geruches letzterem zwar ähnlich, aber »viel angenehmer und stärker«. Auch erwähnte ich, daß wiederholtes Riechen an einem Fanggläschen mit *Atemeles* Kopfschmerzen verursacht[4]. Ferner wurde von mir darauf aufmerksam gemacht, daß

[1] Fourmis et leur hôtes (I. Congr. Intern. d'Entomol. Bruxelles 1910) p. 201.

[2] Diese Arbeit fehlt im Literaturverzeichnis bei Jordan, während Nr. **20** daselbst aufgeführt wird, die aber nichts Näheres über jene Versuche enthält. Vielleicht hat der Verf. im Texte S. 370 doch die erstere Arbeit im Auge gehabt.

[3] Andre Beobachtungen hierüber finden sich noch in späteren Arbeiten.

[4] Das nämliche habe ich auch bezüglich *Lomechusa* erfahren, aber in schwächerem Grade, da *Lomechusa* weniger reizbar ist als die lebhafteren *Atemeles*. Andrerseits sind natürlich die Geruchssalven, die eine gereizte *Lomechusa* von sich gibt, viel stärker als jene der kleineren *Atemeles*. Als ich am 10. Juni 1897 bei Exaten in der *sanguinea*-Kolonie 293 eine *Lomechusa* fing, die nur noch einen Fühler hatte, also vorher von den Ameisen mißhandelt worden war, »bombar-

auch *Myrmica* in schwächerem Grade denselben Geruch von sich geben kann, aber aus dem Kopfe; wenn man letzteren zwischen den Fingern zerreibt, bemerkt man ihn oft sehr stark. Das sind vielleicht Fingerzeige für weitere Untersuchungen (an den Oberkieferdrüsen von *Myrmica*). JORDAN vergleicht den *Lomechusa*-Geruch — der nach meinen Beobachtungen von dem *Atemeles*-Geruch sich deutlich unterscheidet — mit jenem des Amylacetats und des Metylheptenons. Er stellte ferner Versuche an mit diesen Substanzen und fand, daß der Geruch derselben auf die Ameisen sowie auf die Käfer tödlich wirkt, und zwar etwas schneller als der Eigengeruch der »Symphilen« (*Lomechusa*). Immerhin bleibt es auch für JORDAN fraglich, ob man aus der Ähnlichkeit jener Gerüche und ihrer Wirkungen Schlüsse ziehen könne auf die chemische Beschaffenheit des Sekrets der Schreckdrüse. Darüber, ob der specifische Symphilengeruch von *Atemeles* und *Lomechusa*, der auf ihre Wirte angenehm wirkt, nur eine schwächere Dosis ihres aromatischen Defensivduftes ist, wie ich vermutet hatte, wagt sich JORDAN nicht auszusprechen. Jedenfalls läßt sich die chemische Identität des Sekrets einstweilen nicht nachweisen. Falls sie sich bestätigen sollte, hätten wir die von JORDAN beschriebenen kolbenförmigen Hautdrüsen zwischen den Trichomen der gelben Haarbüschel wahrscheinlich als Duftdrüsen anzusprechen. Ob sie zugleich das eigentliche Exsudat liefern, dessen Beleckung die Ameisen so sehr lieben, bliebe dann noch offen.

Während JORDAN mit der Beleckung von *Lomechusa* (und *Atemeles*) sich eingehend beschäftigt, finden wir bei ihm nichts über die Fütterung dieser Käfer aus dem Munde der Ameisen. Und doch ist diese ein Hauptelement ihres echten Gastverhältnisses und wird von allen Beobachtern erwähnt, welche die Biologie jener Käfer näher beobachtet haben. Die Fütterung von *Atemeles pubicollis* wurde von CH. LESPÈS[1] schon 1855 erwähnt; zahlreiche Beobachtungen über die Fütterung unserer *Atemeles*-Arten sowie von *Lomechusa strumosa* finden sich in meinen Arbeiten seit 1886 (Nr. 1, S. 53—55). Schon 1888 (Nr. 5, S. 47 u. 65 Sep.) konnte ich feststellen, daß die *Atemeles* von ihren Winterwirten (*Myrmica*) wie eine befreundete Ameise gefüttert werden, die *Lomechusa* dagegen von ihren Wirten (*Formica sanguinea*

dierte sie mit solcher Heftigkeit, daß es einen gelben, feuchten Fleck auf der Hand gab, welcher einen sehr starken aromatischen *Lomechusa*-Geruch verbreitete« (aus den stenographischen Tagebuchnotizen).

[1] Sur les mœurs de la Lomechusa paradoxa (Bull. Soc. Ent. Fr. 1855, p. LIff.).

und deren Hilfsameisen) wie eine Ameisenlarve. Diesen interessanten Unterschied, der auf der höheren Initiative und dem ameisenähnlicheren Benehmen (in der Aufforderung zur Fütterung) der doppelwirtigen *Atemeles* gegenüber dem passiveren Charakter der einwirtigen *Lomechusa* beruht, habe ich in späteren Arbeiten weiter verfolgt in bezug auf die Fütterungsweise jener Käfer bei den Sommerwirten von *Atemeles* (*Formica*-Arten) und bei fremden (anormalen) Wirtsameisen von *Atemeles* und *Lomechusa* (s. z. B. Nr. **24**, **34**, **75**, **146** [S. 164], **149**, **162** [S. 271], **164** [S. 89]). Es ist schade, daß JORDAN noch nichts über die Fütterung dieser Käfer aus dem Munde ihrer Wirte beobachtet hat. Ebensowenig kennt er die Fütterung ihrer Larven[1] und die ganze »ameisenähnliche« Erziehung derselben. Er berichtet nur mit ein paar Worten aus fremder Quelle, daß die Ameisen »auch die Pflege der Larven ihrer Gäste« übernommen hätten (S. 380). Daß er selber noch keine Larve von *Lomechusa* oder *Atemeles* gesehen hat, geht auch daraus hervor, daß er später (S. 383) eine junge *Dinarda*-Larve als vermeintliche *Lomechusa*-Larve beschreibt und abbildet; doch darüber weiter unten. Hier möchte ich nur noch bemerken, daß die Fütterung von *Lomechusa* und *Atemeles* und namentlich die Pflege ihrer Larven nicht bloß eins der interessantesten Kapitel in der ganzen Tierbiologie und Tierpsychologie bilden, sondern auch von unentbehrlicher Wichtigkeit sind für die objektive Bewertung der von mir angenommenen »Amikalselektion«. Ohne genauere Kenntnis jener Verhältnisse kann man sich über die letztere gar kein selbständiges Urteil bilden.

5. Über die Entwicklung der Symphilie glaubt JORDAN auf drei Seiten (378—381) zu einem maßgeblichen Urteil gelangt zu sein. Er findet dieselbe gar nicht so kompliziert, wie Andre sie sich vorgestellt haben. Dies dürfte wohl seinen Hauptgrund darin haben, daß er in jene Frage nicht tiefer eingedrungen ist. Es geht eben hier wie bei vielen andern descendenz-theoretischen Problemen: betrachtet man dieselben nur oberflächlich aus weiter Ferne, so scheinen sie oft äußerst einfach, weil man freien Spielraum hat für Kombination von Möglichkeiten. Je näher man aber auf die betreffenden Probleme sich einläßt und untersucht, welche Entwicklungsreihen und welche Entwicklungsursachen auf tatsächliche Wahrscheinlichkeit Anspruch erheben können, desto komplizierter wird die Lösung. Das vermeintlich einheitliche Problem löst sich in eine Summe von Spezialproblemen auf, wie ich es bezüglich der Entwicklung der Sklaverei, des sozialen Parasitismus und der Myrmekophilie bei den Ameisen näher gezeigt

[1] S. hierüber besonders Nr. **75**, S. 467 ff.

habe (s. besonders Nr. **170**, S. 702). Erst durch das Studium der einzelnen Entwicklungsreihen der sklavenhaltenden, parasitischen und myrmekophilen Ameisen erhalten wir allmählich das Material zu einer »allgemeinen Lösung« jener Probleme. Und so werden wir auch bezüglich der Entwicklung der Myrmekophilie und der Termitophilie und speziell der Symphilie, die in beiden Erscheinungsreihen sich zeigt, nur dadurch einer befriedigenden Lösung uns allmählich nähern können, daß wir den einzelnen Entwicklungsreihen der myrmekophilen und termitophilen Insekten und speziell der Symphilen unter ihnen unsere eingehendere Aufmerksamkeit schenken. Die Zahl der hier vorliegenden Entwicklungsreihen oder Stämme, innerhalb welcher, von freilebenden oder auf einer tieferen Stufe des Gastverhältnisses stehenden Verwandten ausgehend, eine selbständige Entwicklung der Symphilie erfolgte, ist namentlich unter den Termitophilen eine beträchtliche, aber auch unter den Myrmekophilen keine geringe. Einen dieser Stämme bilden die *Lomechusini*, drei stammesgeschichtlich wahrscheinlich zusammenhängende Gattungen, *Lomechusa*, *Atemeles* und *Xenodusa* umfassend (s. besonders Nr. **56** u. **154**). Für die Entwicklung der Symphilie[1] habe ich bisher zwar hauptsächlich die

[1] Über zweifache, getrennte Entstehung der Symphilie einerseits aus dem Mimikrytypus, anderseits aus dem Trutztypus bei Dorylinengästen s. Nr. **130**, S. 90. Über die Ableitung der *Lomechusini* von Synechtren aus der *Myrmedonia*-Gruppe s. an mehreren Stellen meiner Arbeiten, z. B. N. **157**, S. 343ff. Diese Hypothese ist neuerdings durch W. M. Mann bestätigt worden, der bei *Myrmedonia* (*Myrmoccia*) *lugubris* goldgelbes Haartoment auf dem vorletzten Hinterleibsring nachwies und darin einen Übergang von der Synechthrie zur Symphilie zu sehen glaubt (On some Northwestern ants and their guests in: Psyche, XVIII, 1911, Nr. 3). Siehe auch H. Donisthorpe, On the origin and ancestral form of Myrmecophilous Coleoptera (Trans. Ent. Soc. London, 1909, Part. III, p. 397—411).

Durch die mit *Lomechusa* analoge afrikanische Gattung *Myrmechusa* (s. Nr. **165**) ist das Problem der Entwicklung der Symphilie speziell bei den Dorylinengästen noch komplizierter geworden. Nach den Beobachtungen von P. Hermann Kohl ist nämlich *Myrmechusa Kohli* n. sp. vom oberen Kongo ein Gast der Treiberameise *Anomma Wilverthi* Em. Wir haben somit unter den afrikanischen *Dorylus* (Anomma-) Gästen eine dreifache Entstehung der Symphilie bei Staphyliniden anzunehmen. Die erste Gruppe, *Sympolemon*, ist aus dem Trutztypus der *Pygostenini* abzuleiten, die zweite, *Dorylomimus* und *Dorylocratus* (n. g.) einerseits und *Dorylostethus* und *Mimanomma* anderseits, aus zwei verschiedenen Zweigen des Mimikrytypus von Aleocharinen, die dritte Gruppe, *Myrmechusa*, aus dem Trutztypus der mit *Myrmedonia* verwandten Aleocharinen. *Myrmechusa* ist jedoch nicht, wie ich früher (Nr. **165**) glaubte, als Zwischenglied von *Myrmedonia* und *Lomechusa* aufzufassen, sondern bildet eine eigene Entwicklungsreihe, welche wahrscheinlich an die Gattung *Adda* sich anschließt.

Verhältnisse bei den *Lomechusini* untersucht, aber dieselben nicht zum ausschließlichen Maßstab für die Symphilie überhaupt genommen, da z. B. bei den Paussiden wiederum teilweise verschiedene Verhältnisse vorliegen.

Daß ich kein Gegner der Entwicklungstheorie auf diesem ganzen Gebiete bin, sondern vielmehr manche neue Wahrscheinlichkeitsbeweise für die Stammesentwicklung aus den myrmekophilen und termitophilen Anpassungen erbracht habe, braucht wohl nicht mehr eigens hervorgehoben zu werden (s. z. B. Nr. **118**, **134**, **145**, **154**, **157** [10. Kap.], **173**, **199**). Aber gegen die Art und Weise, wie JORDAN diese Frage hier speziell rücksichtlich der von mir angenommenen »Amikalselektion« behandelt, die er auf Grund ungenauer Zitate und vermeintlicher »Gegenbeweise« für eine »unhaltbare Hypothese« erklärt, muß ich doch entschieden Verwahrung einlegen.

Wenn man die Ansicht eines Autors einer Kritik unterziehen will, wurde es bisher für eine unumgängliche Pflicht des Kritikers — wenigstens in einer wissenschaftlichen Arbeit — erachtet, genau zu zitieren, so daß auch der Leser kontrollieren kann, ob die dem Autor zugeschriebene Ansicht richtig wiedergegeben ist oder nicht. Dies ist aber bei JORDANS Bemerkungen mir gegenüber meist nicht der Fall. Schon in der Einleitung (S. 347) trafen wir bei ihm irrtümliche Angaben über mein »Exsudatgewebe« und über das Verhältnis der Untersuchungen KRÜGERS zu den meinen (s. oben S. 235). Im histologischen Abschnitt der JORDANschen Arbeit konnte man aber doch wenigstens noch erkennen, auf welche meiner Arbeiten seine Bemerkungen sich beziehen sollten, weil er die Arbeit Nr. **134** »Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses« auf S. 352 ausdrücklich genannt hatte; Verweisungen auf Seitenzahlen derselben fehlen allerdings auch hier. Im ganzen übrigen Teile der Schrift von JORDAN (von S. 369 an bis zum Schlusse) herrscht jedoch eine erstaunliche Nachlässigkeit im Zitieren. Die einzige meiner Arbeiten, die hier (S. 370) genannt wird, ist irrtümlich zitiert, wie bereits oben (S. 242, Anmerkung 2) bemerkt wurde. An allen übrigen zahlreichen Stellen (S. 369—385), wo JORDAN auf meine Beobachtungen oder Ansichten sich bezieht, vermißt man sogar einen Versuch, die betreffende Arbeit, auf welche sein Zitat sich beziehen soll, überhaupt kenntlich zu machen, geschweige denn die betreffende Seitenzahl in einer umfangreichen Arbeit anzugeben. Wird nun an solchen Stellen dem Autor eine Ansicht zugeschrieben, die der Kritiker zu widerlegen sucht, so ist der Leser selbstverständlich außer-

stande, zu entscheiden, welches die wirkliche Ansicht des Autors ist, und wie er sie begründet hat. Ja, der Autor selbst muß erst mit großem Zeitverlust nachprüfen, in welcher seiner Arbeiten die vom Kritiker »gemeinte« Stelle vielleicht enthalten sein könnte. Daß eine derartige Willkür im Zitieren durchaus unstatthaft ist für eine wissenschaftliche Arbeit, wird jedermann zugeben. Ich meinerseits würde es für einen groben Unfug halten, sie selber anzuwenden.

Bezüglich der Entwicklung der Symphilie, die ich in vielen Arbeiten und unter verschiedenen Gesichtspunkten behandelt hatte (s. Nr. **60**, **95**, **118**, **130**, **134**, **154**, **157**, **173**, **183**, **187**), berichtet JORDAN nur folgendes über meine Auffassung (S. 378): »WASMANN nimmt an, daß das echte Gastverhältnis ein wechselseitiges Verhältnis ist, wobei die Hauptrolle eine ‚Amikalselektion' seitens der Ameisen spielt. Die Amikalselektion ist nicht ein Überleben des Passendsten, sondern eine positive Auslese von seiten der Wirte gegenüber den Gästen'.« Soweit ist sein Zitat dem Sinn nach wenigstens richtig, obwohl jede Angabe darüber fehlt, wo die von ihm in Anführungszeichen gestellten Sätze stehen. Von den verschiedenen Gründen, die ich in den obenerwähnten Arbeiten für die Annahme einer Amikalselektion angeführt, erfahren wir aber bei JORDAN nichts; es kann daher auch von keiner »Widerlegung« derselben die Rede sein. Statt dessen legt er mir die folgende Beweisführung für jene Hypothese unter, indem er fortfährt: »Er (WASMANN) begründet diese Ansicht damit, daß sie (die Ameisen) ein Pärchen auslesen und zur Kopula zulassen, während die andern, die nicht geeignet sind, auswandern müssen. Er stützt sich bei diesen Behauptungen auf Beobachtungen, die er im Formicarium gemacht zu haben glaubt.« Gegen diese meine vorgebliche Beweisführung zu gunsten der Amikalselektion, für die bei JORDAN jeglicher Beleg aus meinen Arbeiten fehlt, richtet er sodann seine Gegengründe, die wir unten noch prüfen werden, da sie sich auf die Biologie von *Lomechusa* beziehen.

Sehen wir uns zuerst sein »Zitat« näher an, welches meine ganze Begründung der Amikalselektion enthalten soll. Laut desselben soll ich behauptet haben, daß die Ameisen stets nur ein Pärchen ihrer echten Gäste in ihren Nestern zur Kopula zulassen. In dieser Allgemeinheit ist das Zitat offenbar absolut unrichtig, da mir niemals einfallen konnte, etwas derartiges zu behaupten. Es kann sich also nur darum handeln, ob ich vielleicht für *Lomechusa* (bzw. *Atemeles*) irgendwo einen ähnlich lautenden, von JORDAN mißdeuteten Satz aufgestellt habe. Daraufhin sah ich die sämtlichen in

Jordans Literaturverzeichnis (S. 386) aufgeführten Arbeiten von mir mit großem Zeitaufwande durch, sowie auch ein Dutzend andrer Arbeiten, die er nicht aufführt. Es fanden sich zwei Stellen, die er meinen könnte: in Nr. **162**, S. 290 und in Nr. **173**, S. 167. Die fragliche Angabe Jordans bezieht sich wahrscheinlich auf letztere Stelle, da die betreffende Arbeit in sein Literaturverzeichnis aufgenommen ist. Sie lautet:

»Dieselbe (die positive Auslese, welche die Wirte gegenüber ihren Gästen ausüben) geht so weit, daß z. B. *Formica sanguinea* und *rufa*, wie ich in meinen Beobachtungsnestern wiederholt konstatierte (Nr. **162**, S. 290), unter zahlreichen Lomechusen, die man ihnen zugesellt, meist nur ein oder höchstens zwei Pärchen zur ‚Nachzucht' auslesen, indem sie nur diese Pärchen zur Kopula gelangen lassen, die übrigen dagegen nicht; letztere sind dann schließlich gezwungen, das Nest zu verlassen und andre Kolonien ihrer Wirtsart zur Fortpflanzung aufzusuchen.« Hierauf folgt eine Parallele zwischen der Amikalselektion und der künstlichen Zuchtwahl, die der Mensch gegenüber seinen Haustieren ausübt.

Es handelt sich also hier — und ebenso an der andern Stelle Nr. **162**, S. 290 — gar nicht um die Frage, ob in den Ameisenkolonien nur ein Pärchen von *Lomechusa* kopuliert. Daß man zur Paarungszeit anfänglich oft mehrere Pärchen in einer Kolonie beobachtet, habe ich seit 1888 (Nr. **5**, S. 61 Sep.) oft genug selber berichtet. Jordan dagegen schiebt mir — ebenso auch wiederum S. 385 — die Ansicht unter, daß überhaupt »nur ein Pärchen kopuliert«. Es steht somit fest, daß diese Unterstellung falsch ist. In Wirklichkeit handelt es sich um eine ganz verschiedene Frage, nämlich darum, ob bei längerer Pflege der *Lomechusa* in einem Neste, sämtliche Pärchen gleichmäßig zur Fortpflanzung gelangen, oder ob bestimmte Pärchen zu besonderer Pflege von seite der Ameisen ausgelesen und bevorzugt werden. In wenig volkreichen Nestern handelt es sich dabei »meist« nur um ein Pärchen, in volkreicheren können es aber auch mehrere sein, selten aber sind es mehr als zwei Pärchen. Eine auffallende Bestätigung dieser in künstlichen Nestern erhaltenen Befunde wird sich weiter unten aus den Beobachtungen in freier Natur bei der Statistik der *sanguinea*-Kolonien von Exaten ergeben (im II. Teil dieser Arbeit unter A).

Aus der angeführten Stelle (Nr. **173**, S. 167) geht ferner hervor, daß ich die Auslese bestimmter *Lomechusa*-Pärchen durch die Ameisen nicht als meine einzige Begründung für die Amikalselection hingestellt

habe, wie man nach dem irreführenden Zitat JORDANS glauben muß, sondern darin nur eine weitere Bestätigung der übrigen Beweise sah, die in meinen Arbeiten über die Entwicklung der Symphilie bereits erbracht worden waren. Ich verweise daher nochmals auf letztere, besonders auf die zusammenfassende Arbeit Nr. **173**, wo auch die nötigen Literaturverweisungen sich finden.

Die »Gegenbeweise«, welche JORDAN (S. 379) gegen die Bevorzugung besonderer *Lomechusa*-Pärchen durch die Ameisen — und damit, wie er meint, gegen die Amikalselection überhaupt — anführt, sind folgende vier. Erstens, in freier Natur sei es in einer größeren Kolonie den Ameisen nicht möglich, die Paarung ihrer Gäste zu kontrollieren. Hiergegen ist zu bemerken: es genügt, daß sie bestimmte Pärchen im Neste zurückhalten und besonders pflegen; das können und tun sie aber auch in freier Natur, wie ich zeigen werde. Zweitens, die Zahl der *Lomechusa*, die man in einer Kolonie oft findet, sei zu groß, als daß sie von einem Pärchen abstammen könnten. Hier hat JORDAN offenbar die Wanderungen der Käfer von einem Neste zum andern ganz übersehen, sowie die Zahl der Eier in den Ovarien von *Lomechusa*[1]; zudem braucht es sich nicht um die Abkömmlinge bloß eines Paares zu handeln. Drittens hat JORDAN wiederholt »Copulationen von mehreren Pärchen zu gleicher Zeit im gleichen Formicarium beobachtet, ohne daß die Ameisen den Tieren besondere Aufmerksamkeit geschenkt hätten«; dafür verweist er auf eine Tabelle S. 382. Diese Angabe enthält bereits Längstbekanntes, hat aber nichts zu tun mit dem späteren Schicksal der betreffenden Pärchen. Viertens teilt JORDAN mit, daß ein andrer — leider ungenannter! — Beobachter ihm mitgeteilt habe, »daß auch er in einer Kolonie im Freien acht Pärchen in Copula antraf«. Schade, daß der Gewährsmann nicht genannt wurde; eine ganz ähnliche Beobachtung von mir steht nämlich in Nr. **162** (S. 289, Anm. 1) wo es sich um sechs gleichzeitige Pärchen unter 63 anwesenden *Lomechusa* handelte (in Kolonie 240, 12. V. 97 Exaten). Diese Hochzeitsversammlungen, auf die wir im II. Teil (unter A, Kap. 4, c) zurückkommen werden, haben aber gar nichts zu tun mit der definitiven Pflege eines oder mehrerer bestimmter Pärchen in einer Kolonie. Es kann somit keine Rede davon sein, daß JORDAN durch seine »Gegenbeweise« die Amikalselection als »unhaltbare Hypothese« nachgewiesen hat. Sie bekunden in Wirklichkeit bloß, daß seine Kenntnisse über

[1] S. hierüber im II. Teil dieser Arbeit unter A, Kap. 4—9 und unter B, Kap. 1.

die Biologie von *Lomechusa* noch auf dem Erfahrungsstandpunkt des Anfängers stehen und deshalb mehr Verwirrung als Klarheit in die vorliegende Frage gebracht haben; daher werde ich im II. Teil meiner Arbeit (unter A) auf Grund zahlreicher Beobachtungen und Versuche Aufschluß zu geben suchen über die wirklichen Fortpflanzungsverhältnisse von *Lomechusa* und *Atemeles*.

Hätte übrigens Jordan der Literatur etwas mehr Aufmerksamkeit geschenkt, so würde er bereits in meiner Arbeit von 1888 (Nr. **5**, S. 305 [**61**]) gefunden haben, daß ich über die wiederholte Paarung eines Männchens mit verschiedenen Weibchen und eines Weibchens mit verschiedenen Männchen berichtet habe. Auch in späteren meiner Arbeiten finden sich Angaben über mehrere *Lomechusa*-Pärchen in einem Neste. Sperrt man — wie es Jordan nach seiner Tabelle S. 382 getan hat — im Anfang des Frühjahrs eine größere Anzahl Lomechusen mit ihren Ameisen in ein Beobachtungsnest, so kann man in den ersten Wochen allerdings zahlreiche Paarungen von *Lomechusa* bemerken, wobei bestimmten Pärchen oft keine besondere Aufmerksamkeit von seiten der Ameisen geschenkt wird. Ich habe viele Jahre lang derartige Beobachtungen in meinen Notizbüchern aufgezeichnet, bis ich allmählich auf das neue Problem achten lernte, das in dem weiteren Schicksal der betreffenden *Lomechusa*-Pärchen liegt. Hält man die *Lomechusa* andauernd in einem gut eingerichteten Beobachtungsneste, so zeigt sich oft allmählich eine eklektische Behandlungsweise der *Lomechusa*-Pärchen von seiten der Wirte. Bestimmte Pärchen — eines oder mehrere je nach der Stärke der Kolonie — werden sorgfältiger gepflegt als die übrigen und wiederholen manchmal ein bis zwei Monate lang ihre Paarung in kürzeren oder längeren Zwischenräumen[1]. Dagegen suchen die übrigen *Lomechusa* in großer Unruhe das Nest zu verlassen, werden von den Ameisen nicht selten umhergezerrt und mißhandelt, ja sogar im Fütterungsgläschen oder einem andern die »Außenwelt« darstellenden Nestteil durch Erdklumpen abgeschlossen, um ihre Rückkehr in das Nest zu verhindern. Das sind Beobachtungstatsachen, gegen welche Jordans vermeintliche Gegenbeweise nichts besagen. Daß auch die Vorgänge in freier Natur mit jenen Beobachtungen in künstlichen Nestern im Einklange stehen, wird im II. Teil dieser Arbeit bei der Statistik der *sanguinea*-Kolonien sich ergeben.

---

[1] Schon in der Arbeit Nr. **5** (S. 61 Sep.) ist berichtet, daß ein *Lomechusa*-Pärchen im Mai und Juni 1888 über einen Monat lang in Zwischenräumen von 4—6 Tagen sich paarte und Mitte Juli noch lebte.

Die zu große Leichtigkeit, mit welcher JORDAN das Problem der Amikalselection und der Entstehung der Symphilie behandelt, zeigt sich auch in seinen apodiktischen Schlußfolgerungen (S. 379): »Der Grund zur Symphilie ist nicht bei den Ameisen zu suchen, sondern einzig und allein bei den Gästen. Diese haben den Hauptvorteil, und auch sie allein haben die Anpassungscharaktere.« Hätte JORDAN sich die Mühe genommen, meine diesbezüglichen Arbeiten oder auch nur eine derselben, z. B. Nr. **173**, zu lesen, so hätte er diese Sätze unmöglich schreiben können, falls es ihm um die Lösung des Problems ernstlich zu tun war. Der erste jener beiden Sätze ist nämlich eine bloße Behauptung, die hier einfach reproduziert wird, obwohl ich sie früheren Opponenten gegenüber bereits als unzutreffend nachgewiesen hatte. Der zweite Satz enthält aber nur zwei sogenannte Binsenwahrheiten. Daß im Falle von *Lomechusa* (und *Atemeles*) die Gäste nicht bloß den Hauptvorteil, sondern den einzigen Vorteil von der Pflege haben, die ihnen und ihrer Brut von seiten der Ameisen zuteil wird, habe gerade ich selber nachgewiesen; die Wirte haben nur den Schaden davon, daß sie ihre »schlimmsten Feinde selber züchten«. Aber sie tun es trotzdem wegen der Annehmlichkeit, welche jene Gastpflege ihnen gewährt; darin besteht eben die Gegenleistung von seiten der Gäste. Diese zu ignorieren und jene Gäste nur für »Räuber« auszugeben (S. 379), heißt nicht die Symphilie erklären, sondern sie leugnen. Daß die Gäste allein die morphologischen Anpassungscharaktere haben, ist auch von mir oft genug betont worden. Aber auf seiten der Ameisen ist trotzdem ein psychisches Korrelat zur Anpassung der Gäste an ihre Wirte vorhanden, nämlich die Differenzierung und Spezialisierung des Brutpflegeinstinktes der Ameisen in bezug auf bestimmte fremde Objekte (Gäste). Zwischen *Lomechusa strumosa* und *Formica sanguinea*, zwischen *Atemeles emarginatus* und *F. fusca*, zwischen *Atemeles paradoxus* und *F. rufibarbis*, zwischen *At. pubicollis* und *F. rufa* usw. besteht eine gegenseitige Anpassung, indem nicht bloß die Käfer sich diesen Ameisen als ihren speziellen Larvenwirten besonders angepaßt haben, sondern auch die Ameisen jenen Käfern durch eine erblich gewordene Differenzierung ihres Brutpflegeinstinktes in bezug auf die Larvenpflege derselben. Daß diese Differenzierung stammesgeschichtlich zu »specifisch verschiedenen Symphilieinstinkten« bei den verschiedenen *Formica*-Arten, bzw. -Rassen geführt hat, ist eine biologische Tatsache (s. namentlich Nr. **173**), die wiederholt von mir klar bewiesen und bisher von keiner Seite widerlegt worden ist. Es sei denn, daß man

die folgende Behauptung JORDANS (S. 380) als eine Widerlegung anzusehen geneigt wäre: »Die Ausbildung eines besonderen Instinktes anzunehmen, ist überflüssig und erschwert nur die an sich so einfach liegenden Tatsachen.« Es könnte einem wirklich leid tun um die Mühe, die man viele Jahre lang auf die Klärung jenes Problems verwandt hat, wenn man so oberflächliche Urteile liest. JORDAN hat sich nicht bloß die einschlägigen Tatsachen, die er zum größten Teil gar nicht kennt, allzu einfach zurechtgelegt, sondern er hat auch ebenso einfach die Frage umgangen, was ich denn eigentlich unter jenem »besonderen Instinkte« verstehe. Daß es sich hierbei nur um eine im Laufe der Stammesgeschichte erfolgte Differenzierung und Spezialisierung des Brutpflegeinstinktes der Wirte in bezug auf bestimmte neue Objekte (Gäste) handelt, nicht aber um einen von dem Brutpflegeinstinkt in seiner Wurzel verschiedenen Instinkt, wird von ihm mit keinem Worte erwähnt, obwohl es gerade darauf ankam (s. besonders Nr. **173** und **183**). Durch diese allzu »einfache« Behandlungsweise des Problems täuscht der Verfasser seine Leser über den wirklichen Stand desselben, statt sie über denselben aufzuklären. Einen wissenschaftlichen Wert wird man einer derartigen Untersuchung über den Ursprung der Symphilie schwerlich zuerkennen können.

6. Der nun folgende Abschnitt der Arbeit JORDANS ist mit »Fortpflanzung« überschrieben. Mit Staunen liest ein Kenner der Myrmecophilenkunde schon in den ersten Zeilen dieses Abschnittes (S. 380) die Behauptung, daß man »nie Angaben über Copulation und über Eiablage« der »myrmecophilen Formen« in der bisherigen Literatur finde. Gleich darauf folgt die ebenso staunenswerte Behauptung, »daß WASMANN für die Symphilen sogar Viviparität annimmt«. Und diese Sätze, die nur ein Laie in der Myrmecophilenkunde schreiben konnte, veröffentlicht JORDAN in — der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« im Jahre 1913! Ich halte es deshalb im Interesse der wissenschaftlichen Zoologie für geboten, sie in derselben Zeitschrift zu berichtigen.

Daß über die Copulation und Eiablage sämtlicher Myrmecophilen bisher nichts bekannt war, gilt bloß für den Kenntnisbereich JORDANS. Die Paarung und eigentümliche Paarungsstellung von *Myrmedonia* wurde bereits 1843 durch v. KIESENWETTER beschrieben[1]. Über die Copulation und die eigentümliche Copulationsstellung von *Atemeles* und *Lomechusa* — die ein »lebendiges Fragezeichen« bildet —

[1] Stettiner Entomol. Ztg. IV., S. 306; vgl. auch WASMANN, Nr. **5** (1888), S. 34 Sep.

berichtete ich bereits 1886 und 1888[1] Näheres, und später noch öfters. Auch DONISTHORPE[2] hat die Paarung von *Lomechusa* später beschrieben und abgebildet. Über die Paarung von *Dinarda* berichtete ich 1889[3]. Die vermeintliche Eiablage von *Lomechusa*, welche JORDAN (S. 383) als neue eigene Entdeckung mitteilt, habe ich bereits 1888[4] eingehend geschildert; leider beruht die Deutung jenes Vorgangs als normaler Eiablage sowohl 1888 wie 1913 auf einem Irrtum des Beobachters. Über die wirkliche Eiablage und Entwicklung von *Clytra* berichtete DONISTHORPE 1902[5]. Diese Literaturangaben, die noch keineswegs Anspruch auf Vollständigkeit erheben, dürften genügen, um das »nie« des Herrn JORDAN auf seinen wahren Wert zurückzuführen.

Die Copulation von *Lomechusa* hat JORDAN (S. 381) recht hübsch geschildert und abgebildet. Wesentlich Neues bietet er jedoch im Vergleich mit den obigen Literaturstellen nicht. Über den tollen Paarungsdrang der *Lomechusa*-Männchen, die sogar mit Kadavern von Fliegen usw. manchmal hartnäckig zu kopulieren suchen, habe ich bereits 1888[6] berichtet und später ebenfalls. Die einzige neue Angabe von JORDAN, daß man bei *Lomechusa* Männchen und Weibchen äußerlich nicht unterscheiden könne, ist nicht richtig, da man schon mit einer gewöhnlichen Lupe die Männchen an den kleinen Haarbüscheln des dritten und vierten Fühlergliedes erkennen kann, die dem Weibchen fehlen.

Ein besonderes historisches und psychologisches Interesse weckt die Schilderung, welche JORDAN S. 383 von der »Eiablage« von *Lomechusa* gibt. Als ich im Jahre 1888 noch ein Anfänger im Studium der Biologie von *Lomechusa* war, habe ich mir die Jugendsünde zu schulden kommen lassen, ebenfalls die vermeintliche Eiablage von *Lomechusa* zu beschreiben (Nr. 5, S. 306 [62]), und zwar mit ausführlichen Detailangaben. Die Eiablage sollte in den Ecken des Nestes vor sich gehen, wo eine *Lomechusa* die Erde aufgrub, etwas, was ich für ein Ei hielt, hineinlegte, und dann die Öffnung mit den Kiefern wiederum zuscharrte, um denselben Prozeß an einer andern Stelle des Nestes zu

[1] Nr. 1, S. 54; Nr. 5, S. 34 Sep. und 61 ff. usw.

[2] The lifehistory and occurrence as british of *Lomechusa strumosa* (Trans. Ent. Soc. London 1907—08, Part IV, p. 415 ff.).

[3] Nr. 9, S. 158.

[4] Nr. 5, S. 62 Sep.

[5] The lifehistory of Clytra quadripunctata L. (Trans. Ent. Soc. London 1902, Part I, p. 11 ff.).

[6] Nr. 5, S. 61 ff. Sep.

wiederholen. Die Beobachtungen waren richtig, aber ihre Deutung als »normale Eiablage« war sicherlich falsch. Seitdem ich die ganze Entwicklungsgeschichte von *Lomechusa strumosa, Atemeles emarginatus, paradoxus, pubicollis* und *pubicollis truncicoloides* durch eigene Anschauung kennen gelernt und dabei übereinstimmend gefunden habe, daß sowohl in freier Natur wie in Beobachtungsnestern[1] die jungen, erst 1 mm langen und noch keiner selbständigen Bewegung fähigen Larven stets auf den Eierklumpen der Ameisen kleben oder gleich letzteren klumpenweise zusammengeschichtet von den Ameisen im Maule getragen werden, kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Eier oder die neugeborenen Larven — weshalb ich »oder« sage, wird weiter unten erklärt werden — entweder von den Weibchen jener Käfer direkt an die Eierklumpen der Ameisen abgelegt oder von den Ameisen unmittelbar bei ihrer Ablage gleich den Eiern der Königinnen in Empfang genommen werden. Von einer Eiablage in oder auf die Erde des Nestes oder »in dunklen Ecken des Formicariums« kann somit gar keine Rede sein, wenigstens nicht als von einem normalen Vorgang. Ich mußte bereits 1890[2], als ich zum erstenmal die jüngsten Entwicklungsstadien von *Lomechusa* und *Atemeles* beobachtet hatte, meinen früheren Irrtum von 1888 reumütig eingestehen mit den Worten: »Was ich früher für die Eiablage von *Lomechusa* hielt, waren wahrscheinlich nur krankhafte Äußerungen des Fortpflanzungstriebes, jedenfalls nicht die normale Form der Eierablage.« Letzterem Worte hatte ich noch ein Fragezeichen beigefügt, weil ich auf Grund der dort angeführten Beobachtungen damals schon daran zu zweifeln begann, ob die Brut von *Lomechusa* und *Atemeles* als Eier oder als Larven zur Welt komme.

So steht es also um die Entdeckung der »Eiablage« von *Lomechusa* durch Jordan 1913, die in Wirklichkeit nur die Wiederholung eines längst berichtigten Irrtums ist. Ob das »grünlich-weiße Gebilde«, das er an der Hinterleibsspitze einer *Lomechusa* haften sah und das von ihr an einem Ästchen festgeklebt wurde, überhaupt ein Ei war, ist ebenfalls noch zweifelhaft, ebenso wie der Eicharakter der vermeintlichen Eier, welche ich bei der 1888 beschriebenen Eiablage sah. Vielleicht handelte es sich nur um ein Tröpfchen jenes zähen, milchweißen Saftes, welchen *Lomechusa*, wie ich bereits 1886 (Nr. **1**,

[1] S. die Übersicht der betreffenden Untersuchungen im II. Teil, B, der vorliegenden Arbeit. Ferner bereits in Nr. **149**, S. 7.

[2] Nr. **11**, S. 263 bis 264.

S. 56) mitteilte, aus der Hinterleibsspitze manchmal abgibt. Aber wenn die fraglichen Objekte von WASMANN 1888 und JORDAN 1913 auch wirkliche *Lomechusa*-Eier gewesen sein sollten, so konnte es sich doch nur um einen pathologischen Vorgang handeln, dadurch veranlaßt, daß das betreffende Weibchen nicht zum normalen Absatz ihrer Brut in jenen Nestern gelangen konnte.

Wir kommen nun zur »Viviparität« der Symphilen. JORDAN behauptet (S. 380) ganz allgemein, »daß WASMANN für die Symphilen sogar Viviparität annimmt«. Es ist dies wiederum eines jener zwar sehr bequemen, aber ebenso fahrlässigen Zitate, wie sie in der Arbeit von JORDAN so häufig sind. In seiner Allgemeinheit ist es offenbar falsch; denn ich habe niemals für die Symphilen — das soll doch heißen für alle Symphilen — Viviparität angenommen. Wenn JORDAN nicht die Güte hat, die betreffende Stelle (oder die Stellen), wo ich in meinen Arbeiten jenen Satz aufgestellt haben soll, genau namhaft zu machen, so wird der Vorwurf an ihm haften bleiben, daß er seine Leser durch ein falsches Zitat irrtümlich über meine Ansicht informiert hat.

Ob bei Symphilen Viviparität häufiger vorkomme, als man früher glaubte — für *Corotoca* wurde sie von SCHIÖDTE 1854 zuerst entdeckt —, das ist eine ganz andre Frage. Ich habe beispielsweise die Viviparität als »wahrscheinlich« nachgewiesen für die physogastren Weibchen von *Ecitophya simulans* (Nr. **114**, S. 230), ferner für *Xenogaster* (Nr. **134**, S. 300) und für *Termitomyia* (Nr. **137**, S. 118), und zwar auf Grund von Schnittserien. Bezüglich *Atemeles* und *Lomechusa* habe ich mehrmals meine Ansicht gewechselt, aber auf Grund neuen Beobachtungsmaterials. Anfangs ließ ich leider *Lomechusa* und *Atemeles* ihre Eier in die Ecken des Nestes ablegen (vgl. JORDAN 1913), verführt durch die obenerwähnte vermeintliche Eiablage von *Lomechusa*. 1890 (Nr. **11**, S. 263) war ich durch das plötzliche Erscheinen ihrer ganz jungen, noch unbeweglichen Larven auf den Eierklumpen der Ameisen bereits stutzig geworden, zog aber einstweilen keine Schlußfolgerungen daraus. 1895 (Nr. **45**) beschrieb ich dann ein vermeintliches Ei von *Lomechusa*. 1897 (Nr. **70**, S. 277) sprach ich mich auf Grund neuer Beobachtungen entschieden für die Viviparität von *Lomechusa* und *Atemeles* aus, erwähnte aber auch schon zwei Fälle von Ovoviviparität. Durch spätere Befunde kam ich endlich (1905 und 1908) zur Ansicht, daß diese Käfer wahrscheinlich nicht vivipar, sondern ovovivipar sind, indem die Eier in bereits sehr weit fortgeschrittenem Entwicklungszustande abgelegt werden, so daß das Eistadium nur wenige Tage

oder sogar manchmal nur wenige Stunden dauert. Hierüber habe ich bereits in Nr. **146**, S. 132 und in Nr. **162**, S. 290 kurz berichtet. »Die Annahme WASMANNS, daß die Tiere vivipar sind« (JORDAN, S. 383), steht somit nicht auf der Höhe des Literaturstudiums des Referenten. Ich beabsichtige, im II. Teil der vorliegenden Arbeit (unter B) eine Übersicht über meine sämtlichen diesbezüglichen Untersuchungen und Befunde zu geben. Aus derselben wird hervorgehen, wie schwierig die Entscheidung ist, ob *Lomechusa* und *Atemeles* als vivipar oder nur als ovovivipar bezeichnet werden müssen.

Herr JORDAN, der von dem wirklichen Stande der Frage nichts ahnt, hält allerdings die Viviparität von *Lomechusa* für definitiv widerlegt durch die von ihm beschriebene vermeintliche Eiablage (S. 383). Ja, er meint sogar, »die ersten Larven« gesehen zu haben, die aus den Eiern von *Lomechusa* sich entwickelt haben sollen und — munter im Neste umherliefen! Eine dieser Larven bildet er auch ab (Fig. 20). Nach dieser vermeintlichen Entdeckung der jungen *Lomechusa*-Larven schließt er mit den allgemein gehaltenen Worten: »Die weitere Entwicklung der Symphilen (welcher?) ist zur Genüge bekannt, und es erübrigt sich, hier darauf einzugehen« usw.

Was JORDAN hier klar bewiesen hat, ist, daß er weder die Entwicklung von *Lomechusa*, noch diejenige verwandter Symphilen (*Atemeles*-Arten) auch nur im geringsten kennt. Die Larve, die er hier als junge *Lomechusa*-Larve abgebildet hat, ist auf den ersten Blick als Larve von *Dinarda dentata* zu erkennen. Er hat also mit vollkommener Ahnungslosigkeit noch im Jahre 1913 eine *Dinarda*-Larve als *Lomechusa*-Larve ausgegeben, obwohl sowohl die ersteren wie die letzteren bereits seit mehreren Jahrzehnten bekannt sind. Das ist doch etwas stark.

Vor 28 Jahren war ich einmal in ähnlicher Lage wie JORDAN 1913. Ich sah nämlich in einem Beobachtungsneste, in welchem *Atemeles* sich gepaart hatten, nach einigen Wochen eine kleine Staphylinidenlarve umherlaufen, von welcher ich damals (Nr. **1**, S. 54) bemerkte, ich könnte sie *Atemeles* nicht sicher zuschreiben, zumal auch einige *Dinarda dentata* in demselben Neste sich gepaart hätten. Das war vorsichtig geurteilt; denn es stellte sich bald darauf heraus, daß jene muntere kleine Larve — dieselbe, welche JORDAN 1913 ohne weiteres kühn als junge *Lomechusa*-Larve deutet — zu *Dinarda dentata* gehörte. Beschrieben (mit Angabe der Unterschiede von den *Lomechusa*-Larven) und abgebildet wurden die *Dinarda*-Larven von mir 1889 (Nr. **9**, S. 160). Ein Vergleich meiner Abbildung mit jener von JORDAN zeigt

sofort die große Ähnlichkeit beider, obwohl ich die erwachsene Larve abbildete; beschrieben wurde auch die junge Larve. Seither gelten die *Dinarda*-Larven in der entomologischen Literatur für bekannt; sie sind ebenso wie die *Lomechusa*-Larven und die *Atemeles*-Larven auch in GANGLBAUERS »Käfer von Mitteleuropa« (II. Bd.) aufgenommen.

Die *Lomechusa*-Larven sind noch länger bekannt. Sie wurden zuerst durch L. v. HEYDEN[1] 1866—67 beschrieben, eingehender dann von J. SAHLBERG[2] 1883. Von mir wurden sie seit 1890[3] wiederholt beschrieben, und zwar auch die jüngeren Stadien. Die den *Lomechusa*-Larven sehr ähnlichen *Atemeles*-Larven sind ebenfalls längst bekannt. 1888 beschrieb ich[4] zum erstenmal die Larven von *At. paradoxus*, und zwar auch die junge Larve; 1890[5] beschrieb ich die jungen Larven von *At. emarginatus*, 1899[6] jene von *At. pubicollis*, und zwar auch das allerjüngste Stadium. Die Kenntnis der *Lomechusa*-Larven ist seither in so hohem Grade Gemeingut der entomologischen Literatur geworden, daß die Abbildung derselben seit 1906 auch in populären Büchern über die Ameisen und ihre Gäste sich findet[7]. Wie ist es da zu erklären, daß JORDAN in der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« 1913 noch eine *Dinarda*-Larve als *Lomechusa*-Larve ausgab und abbildete?

In meiner Sammlung befinden sich, in BOLLES-LEEscher Flüssigkeit konserviert, sämtliche Entwicklungsstadien von *Lomechusa strumosa* (einschließlich der Puppe und des ganz frischentwickelten Käfers), von *Atemeles paradoxus*, *emarginatus*, *pubicollis* und *pubicollis truncicoloides*; ferner verschiedene Larvenstadien von *Dinarda dentata* und *Märkeli*, von mehreren *Myrmedonia*-Arten usw.

Um Irrtümer, wie sie hier von JORDAN begangen wurden, für die Zukunft unmöglich zu machen, werde ich im II. Teil dieser Arbeit (unter C) die Entwicklungsstände von *Lomechusa* und *Atemeles* auf Grund des obigen Materials zusammenfassend beschreiben und auf Taf. IX und X photographisch abbilden. Dadurch werden wir in der

[1] Jahrb. Nass. Ver. Naturkunde XXIX—XXX, S. 242.

[2] MEDDEL. Soc. Faun. et Flora fennica IX, p. 89—93 u. Taf. I.

[3] Nr. **11**, S. 93ff.

[4] Nr. 5, S. 318 [74ff.]. Damals schrieb ich jene Larven irrtümlich dem *At. emarginatus* zu. S. Nr. **11**, S. 264, wo dies bereits berichtigt ist.

[5] Nr. **11**, S. 263.

[6] Nr. **109**, S. 408.

[7] Z. B. in KNAUER, Die Ameisen, 1906, S. 98; H. SCHMITZ, Die Ameisen und ihre Gäste, 1906, S. 132; H. VIEHMEYER, Die Ameisen, 1908, S. 76.

Kenntnis der wirklichen Entwicklungsgeschichte dieser beiden Gattungen wenigstens einen Schritt vorankommen.

Hinter die Geheimnisse der Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles* kommt man nicht durch einige flüchtige Beobachtungen, sondern nur durch langjährig fortgesetzte sorgfältige Forschungen sowohl an Nestern in freier Natur wie an künstlichen Formicarien; letztere müssen die ersteren kontrollieren und umgekehrt. Ferner muß man selbstverständlich die bereits vorhandene Literatur sorgfältig studieren; sonst gerät namentlich ein Anfänger in Gefahr, nicht bloß bereits Bekanntes für neu zu halten, sondern auch Irrtümer wiederum zu begehen, die schon längst berichtigt sind. Die Literatur ist doch nicht dafür da, um ignoriert oder falsch zitiert zu werden. Die Wissenschaft wird auch auf diesem Gebiete nur dann wirkliche Fortschritte machen, wenn sie gewissenhaft weiterbaut auf dem schon vorhandenen Fundamente. Andernfalls wird unsre Kenntnis nicht gefördert, sondern eventuell um ein Vierteljahrhundert zurückgeschraubt.

II. Teil.

Kritische Beiträge zur Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung von Lomechusa und Atemeles.

Ich stelle hier aus meinen mehr als zwanzigjährigen Beobachtungen und Versuchen einiges zusammen, was zur Klärung dieses interessanten Problems beitragen kann. Größtenteils beruht es auf noch nicht veröffentlichten stenographischen Tagebuchnotizen, die ich seit März 1884 über die Ameisen und ihre Gäste in eigenen Notizbüchern in chronologischer Reihenfolge aufgezeichnet habe. Da diese stenographischen Notizen rund 1800 Seiten umfassen und mehrere Hundert Seiten darunter auf *Lomechusa* und *Atemeles* sich beziehen, kann hier selbstverständlich nur ein kurzer Überblick der wichtigsten Punkte gegeben werden. Ich beginne mit den Verhältnissen in freier Natur, und zwar bezüglich *Lomechusa strumosa*.

A. Aus der Statistik der Sanguineakolonien bei Exaten.

(Hierzu die statistische Karte.)

Von April 1895 bis August 1899, wo ich Holland verlassen mußte, hatte ich eine Statistik der *sanguinea*-Kolonien bei Exaten in Holländisch-Limburg angelegt, auf einem Gebiete von etwa 4 Quadratkilometer. Auf der Karte, welche auf Grundlage der Katasterkarten der

betreffenden Gemeinden ausgeführt wurde (1 : 4000)[1], sind, wie aus der beigedruckten Zeichenerklärung hervorgeht, 110 (bzw. 412) *sanguinea*-Kolonien verzeichnet, mit einer Gesamtzahl von etwa 2000 Nestern, da die Kolonien vielfach (teils gleichzeitig, teils nacheinander) mehrere Nester besaßen. Von anderen Ameisenarten sind nur einige wenige Kolonien eingetragen, welche mir damals entweder ihrer Gäste wegen oder durch ihre Beziehung zu benachbarten *sanguinea*-Kolonien besonders interessant waren. Im ganzen finden sich auf der Karte acht *Lomechusa*-Pseudogynen-Bezirke, von denen jedoch Bezirk I etwas außerhalb des 4 qkm-Gebietes liegt. Die Statistik wurde ursprünglich unternommen, um zu prüfen, ob ein gesetzmäßiger Zusammenhang bestehe zwischen der *Lomechusa*-Zucht der *sanguinea*-Kolonien und der Erziehung einer krüppelhaften Mischform von Weibchen und Arbeiterin der Ameise, die ich seit 1895 als Pseudogynen bezeichnete. Es handelte sich also um die statistische Bestätigung der »*Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie«[2]. Die *sanguinea*-Kolonien jenes Gebietes wurden in der chronologischen Reihenfolge ihrer Auffindung[3] mit numerierten Schieferplättchen versehen[4] und die Befunde über die Nester derselben bei den successiven Besuchen in eigene Notizbücher (Notizbücher V und Va) eingetragen unter den betreffenden Kolonien-nummern. Auf der zugleich begonnenen statistischen Karte wurden

[1] Bei der Reproduktion ist sie auf **1:5000** verkleinert worden. Wo Kolonien nahe beisammen lagen, mußte die Distanz derselben auf der Karte der Deutlichkeit halber etwas größer genommen werden.

[2] S. über dieselbe besonders Nr. **46**, **131** und **168** meiner Arbeiten. — Die Ergebnisse der Statistik eines *sanguinea*-Bezirks bei Luxemburg sind samt der betreffenden Karte bereits in Nr. **168** (S. 49ff.) veröffentlicht. Die viel umfangreichere Statistik von Exaten ist daselbst nur nebenbei erwähnt. Die Ergebnisse der Exatener Statistik in bezug auf die Hilfsameisen von *sanguinea* sind bereits anderswo mitgeteilt (Nr. **21**, **59**, **146** [S. 200—216, 256—263]), weshalb ich hier nicht mehr darauf zurückkomme. Die verschiedenen Pseudogynenformen von *sanguinea* sind eingehend behandelt in Nr. **168** (S. 52—60); daher werde ich im folgenden nur hierauf verweisen. Auch die theoretischen Momente der *Lomechusa*-Pseudogynentheorie und die Kontrollversuche in künstlichen Nestern sind dort näher erörtert (S. 60ff. u. 63ff.). Daselbst ist auch die einschlägige Literatur von VIEHMEYER, WHEELER usw. citiert. Nachzutragen ist seither noch: A. REICHENSPERGER, Beobachtungen an Ameisen (Biol. Zentralbl. 1911, S. 596ff.).

[3] Viele der Kolonien kannte ich schon vorher; aber erst von 1895 an wurden sie numeriert.

[4] Über die bei der Statistik befolgte Methode s. auch Nr. **131**, S. 101. — Um einen Einblick in das Nestinnere zu erhalten, ohne das Nest bei jedem Besuch aufgraben zu müssen, wodurch die *sanguinea* zur Auswanderung veranlaßt

die *Lomechusa*-haltigen Kolonien mit einem roten, die Pseudogynen-haltigen Kolonien mit einem blauen Strich versehen. Bereits durch die Verteilung der roten und blauen Striche auf jener Karte, die ich 1902 auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zu Gießen vorlegte (siehe Nr. **131**), ist das allgemeine Ergebnis jener Statistik deutlich sichtbar.

Um die Auffindung der im folgenden zitierten Koloniennummern (arabische Ziffern) auf der Karte zu erleichtern, wird stets der *Lomechusa*-Pseudogynen-Bezirk (große römische Ziffern) angegeben werden, in welchem die betreffende Kolonie zu suchen ist.

1. Überblick über die Lomechusazucht in den Sanguineakolonien jenes Gebietes.

1a. Allgemeine Ergebnisse.

Es zeigten sich vor allem die vier folgenden Gesetzmäßigkeiten:

1. Die Pseudogynenbezirke fallen stets mit den Lomechusabezirken zusammen. 2. Die pseudogynenhaltigen Kolonien sind stets die Zentren der Lomechusabezirke. 3. Außerhalb der Lomechusabezirke finden sich niemals Pseudogynen in den *sanguinea*-Kolonien. 4. In Kolonien, wo *Lomechusa*

---

werden, wurden die Heidekrautbüsche, unter denen weitaus die meisten Nester lagen, samt der umgebenden Erde mittels einer Schippe abgestochen und auf dem Neste liegen gelassen; außerdem wurden meist noch andre flach abgestochene Heidekrautschollen auf die ringsum befindlichen Nesteingänge gelegt. Durch das Abstechen der Schollen, unter denen das Nest lag, ließen sich die *sanguinea* nicht stören, sondern benutzten den dadurch erhaltenen Zwischenraum, um ihr Nest unmittelbar unter der Scholle auszubauen, wie sie es anderswo unter Steinen tun. So konnte man durch das Aufheben der Nestschollen bei den successiven Besuchen der Kolonie den Stand derselben zuverlässig kontrollieren. Während der Untersuchung des Nestinnern wurden die abgehobenen Schollen auf ein weißes Tuch gelegt, da in den Schollen selbst meist noch Nestgänge sich befanden mit Ameisen und deren Larven oder Gästen. Ganz aufgegraben wurde das Nestinnere nur in besonderen Fällen, um Auskunft über Fragen zu erhalten, die sich sonst nicht lösen ließen, z. B. über den Verbleib der alten *Lomechusa* während der Erziehung von *Lomechusa*-Larven im Neste, über den Aufenthaltsort der frischentwickelten *Lomechusa* im Hochsommer, über das Winterquartier von *Lomechusa* usw. Auf der Heide, wo es keine Steine gibt, ist die Beobachtung der *sanguinea*-Nester mittelst abgestochener Heidekrautschollen die einzig praktisch durchführbare, wenn es um eine mehrjährige Statistik zahlreicher numerierter Kolonien sich handelt. — Bezüglich der Zahlenangaben bei den Funden der Käfer oder der Larven in den einzelnen Kolonien sei bemerkt, daß die Tiere in den meisten Fällen im Nest belassen und ihre Anzahl bei späteren Zählungen in Rechnung gestellt wurde; andernfalls wird es ausdrücklich angegeben werden.

nur als Käfer sich aufhält, kommt es nicht zur Entwicklung von Pseudogynen, sondern nur in solchen, in denen *Lomechusa* mehrere Jahre hindurch ihre Larven erziehen läßt (Nr. **131**, S. 100).

Diese Ergebnisse, welche eine statistische Bestätigung des ursächlichen Zusammenhangs zwischen der Erziehung der *Lomechusa*-Larven und der Entwicklung von Pseudogynen in den *sanguinea*-Kolonien darstellen[1], sind auch von großer Wichtigkeit für die Kenntnis der Fortpflanzungsverhältnisse von *Lomechusa* und der besonderen Pflege, welche die Ameisen den *Lomechusa*-Pärchen und deren Brut zuwenden.

Da ich nicht weiß, ob und wann ich sonst zu einer eingehenderen Publikation jener Statistik kommen werde, will ich hier die hauptsächlichen Resultate bezüglich der letzteren Fragen kurz mitteilen. Das erste Hauptergebnis ist:

Die *Lomechusa*-Erziehung vertritt in den betreffenden *sanguinea*-Kolonien die Erziehung der eigenen Fortpflanzungsindividuen, speziell der Weibchen. Dieses Ergebnis wurde schon früher wiederholt hervorgehoben[2]. Infolge der Erziehung der *Lomechusa* fällt in jenen Kolonien zuerst die Erziehung geflügelter Weibchen fort; Männchen, deren Erziehung noch länger fortdauern kann, werden meist nur vereinzelte und auffallend kleine erzogen (vielleicht aus parthenogenetischen Eiern der Arbeiterinnen?). Nachdem die Weibchenerziehung fortgefallen ist, nimmt auch die Arbeitererziehung allmählich einen degenerativen Charakter an, der zuerst in dem Auftreten zahlreicher kleiner und blasser Individuen sich zeigt, bis es schließlich zur Erziehung der Pseudogynen kommt, welche eine krüppelhafte Verbindung von Arbeitercharakteren mit Weibchencharakteren besitzen[3] und auf eine pathologische Aberration des normalen Brutpflegeinstinktes der Arbeiterinnen zurückzuführen sind, veranlaßt durch die Brutpflege der

[1] Die Luxemburger Statistik (1904—1906) hatte das nämliche Ergebnis: »Die pseudogynenhaltigen Kolonien bilden die Zentren der *Lomechusa*-Infektion, von denen aus die Käfer in die umliegenden Nester sich ausbreiten und auch hier allmählich durch ihre Larvenerziehung die Entstehung von Pseudogynen veranlassen.« (Nr. **168**, S. 50).

[2] Z. B. Nr. **168**, S. 51 ff. Es ist auch von A. Reichensperger (Beobachtungen an Ameisen, Biol. Zentralbl. 1911, S. 597) bestätigt worden.

[3] Über die verschiedenen Formen der Pseudogynen bei *sanguinea* s. besonders Nr. **168**, S. 52 ff.

Lomechusa-Larven. Ob es sich hierbei um eine »Umzüchtung« von ursprünglich zu Weibchen bestimmten Larven in Arbeiterinnen handelt (Nr. **46**, S. 631) oder umgekehrt, ist eine nebensächliche Frage; jedenfalls handelt es sich um eine pathologische Mischung von Arbeitererziehung mit Weibchenerziehung[1]. Durch das Überhandnehmen der relativen Pseudogynenzahl wird die Kolonie allmählich dem Aussterbeetat entgegengeführt, bis sie schließlich erlischt; die *Lomechusa*, die daselbst erzogen worden waren, sind unterdessen zu andern Kolonien übergegangen, um auch diese zu infizieren. Nur in wenigen Fällen (in 4 unter 52 Kolonien bei Exaten) konnte ich beobachten, daß die *sanguinea* durch Erziehung einer großen Pseudogynenform (der Macropseudogynen) zur Erziehung von geflügelten Weibchen zurückzukehren suchen[2]; zugleich hört die *Lomechusa*-Erziehung in diesen Kolonien wieder auf. Typische Beispiele solcher Kolonien, die Übergänge zwischen Macropseudogynen und zweierlei verschiedenen geflügelten Weibchenformen aufwiesen[3], sind die Kol. 21 von Exaten (im Bezirk VIII der Karte) und die Kol. 5 von Luxemburg.

Bereits aus dieser Übersicht geht als zweites Hauptergebnis hervor, daß bei den *sanguinea*-Kolonien, je nach dem Grade ihrer Infektion durch *Lomechusa*, eine immer mehr sich steigernde Neigung sich bekundet, die *Lomechusa*-Pflege an die Stelle der eigenen Brutpflege zu setzen. Eine eierlegende *Lomechusa* ist für die Ameisen einer pseudogynenhaltigen Kolonie gleichsam eine sekundäre Königin, welche ihnen die Adoptivbrut liefert, deren Pflege sie, wie ich oftmals beobachtet habe, mit viel größerem Eifer betreiben als diejenige ihrer eigenen Larven[4]. Bei Störung oder Erhellung des Nestes retten sie fast immer die *Lomechusa*-Larven vor den eigenen Larven (ebenso geschieht es auch bezüglich der *Atemeles*-Larven durch ihre Larvenwirte). Sie gestatten

[1] S. Nr. **168**, S. 60ff.

[2] S. Nr. **168**, S. 57 u. 58. Macropseudogynen fanden sich in sechs Kolonien, aber nur in vier Übergängen zu den Weibchen.

[3] S. Nr. **168**, S. 57ff.

[4] Umgekehrt habe ich einmal in einem künstlichen Beobachtungsneste von *sanguinea* (Luxemburg, 29. VI. 1904) die Erfahrung gemacht, daß die bisher eifrig gepflegten *Lomechusa*-Larven vernachlässigt wurden, nachdem ich eine Anzahl junger, frischentwickelter, geflügelter Weibchen von *sanguinea* (aus einer andern Kolonie stammend) in dieses Nest hatte aufnehmen lassen. Hierdurch wird bestätigt, daß die Erziehung von *Lomechusa* jene der geflügelten Weibchen vertritt.

ferner nicht nur, daß die jungen *Lomechusa*-Larven (desgleichen die *Atemeles*-Larven) die Eierklumpen und jungen Larven der Ameisen, an denen sie kleben, massenhaft auffressen[1], sondern sie legen diese Räuberlarven sogar selbst wieder zu ihrer Brut, wenn dieselben später von ihren Beinen Gebrauch machen. Ja, sie füttern dieselben, sobald sie einige Millimeter lang sind, überdies aus ihrem Munde wie Ameisenlarven (dasselbe gilt für die *Atemeles*-Larven bei ihren Wirten), und zwar noch eifriger als diese; weil eine *Lomechusa*-Larve ungefähr fünfmal so schnell wächst wie eine Ameisenlarve, verschlingt die *Lomechusa*-Brut in derselben Zeit auch fünfmal so viel Futtersaft, der den Ameisenlarven der betreffenden Kolonie hätte als Nahrung dienen können. Ich habe 1899 den Schaden, der einer *sanguinea*-Kolonie (Kol. 277 von Exaten) durch die Erziehung zahlreicher *Lomechusa*-Larven während zweier Monate (Juni und Juli) zugefügt wurde, annähernd zu berechnen gesucht und gefunden, daß er dem Ausfall von mehreren Tausend Arbeiterinnen ungefähr gleichkommt. Daß die Ameisen der Brut dieser Käfer trotz des verursachten Schadens eine fast wahnsinnig eifrige Pflege zuwenden, ist eine biologische Tatsache. Ebenso ist auch die besondere Pflege bestimmter *Lomechusa*-Pärchen, von denen diese Brut stammt, ein Beobachtungsergebnis, das mit der Brutpflege von *Lomechusa* innig zusammenhängt.

1b. Nähere Übersichtsresultate.

Ich will jetzt einige nähere Übersichtsresultate der Exatener *Lomechusa*-Statistik hier folgen lassen:

a) Unter der Gesamtzahl von 410 (bzw. 412) *sanguinea*-Kolonien[2]

---

[1] S. hierüber schon Nr. **5**, S. 75 Sep.; Nr. **11**, S. 95; Nr. **46**, S. 632; Nr. **70**, S. 277 und in vielen späteren Arbeiten.

[2] Zwei Kolonien, die etwas außerhalb jenes Gebietes lagen (Kol. 500 und 501) wurden 1899 noch entdeckt, wodurch 412 Kolonien sich ergeben. Da im Laufe der Statistik wiederholt Nester, die ursprünglich für verschiedene Kolonien gehalten und deshalb getrennt numeriert worden waren, später als zu einer Kolonie gehörig sich ergaben (z. B. Kol. 66 und 67; Kol. 86, 87 und 240), ist die Gesamtzahl der verschiedenen Kolonien wohl auf höchstens 300 anzusetzen. Diese Fehlerquelle verteilt sich jedoch gleichmäßig auf die *Lomechusa*-freien, *Lomechusa*-haltigen und pseudogynenhaltigen Kolonien und ist daher für die obigen vergleichenden Ergebnisse nicht von wesentlichem Einfluß. Die Entfernung zwischen den später als zusammengehörig erkannten Kolonien war nicht selten eine beträchtliche, z. B. 15 m zwischen Kol. 87 und 240. Hier wurde die Zusammengehörigkeit auch experimentell festgestellt durch Übertragung von Arbeiterinnen (20. VIII. 1896). Jede der Nummern 86, 87 und 240 umfaßte selber wiederum mehrere Nester (s. im Bezirk III der Karte).

waren **52**, also ungefähr 13%, pseudogynenhaltig. In diesen war es also durch die *Lomechusa*-Erziehung bereits zur Pseudogynenerziehung gekommen.

b) Unter jenen 52 pseudogynenhaltigen Kolonien fanden sich in **46**, also in ungefähr 90%, *Lomechusa* oder deren Larven in mehr oder minder beträchtlicher Zahl aktuell vor, und zwar in jenen derselben, die öfter besucht und genauer kontrolliert werden konnten, *Lomechusa* und deren Larven, mit Ausnahme sehr weniger.

So wurden beispielsweise in den Kol. 23 (Bezirk VIII), 57 (Bez. II), 169 (Bez. III) zwar keine *Lomechusa*-Larven, wohl aber im August frischentwickelte Käfer gefunden; die Larven waren also hier nur übersehen worden. Dagegen war es in der Kol. 301 (Bez. III), die Macropseudogynen (s. oben S. 262) enthielt, 1897 und 1898 wohl wirklich nicht zur Erziehung von *Lomechusa*-Larven gekommen; in einer andern macropseudogynen Kolonie (Kol. 35 im Bez. II) wurden nur in einem Jahre (1896) einige *Lomechusa*-Larven gefunden. Unter den sechs pseudogynen Kolonien, in denen ich weder *Lomechusa* noch deren Larven aktuell antraf, sind vier, die nur selten besucht und deshalb nicht zuverlässig kontrolliert werden konnten. Die zwei übrigen (Kol. 21 u. 55) sind solche Kolonien, in denen sich die bei der Rückkehr von der Pseudogynenerziehung zur Weibchenerziehung auftretenden zweierlei geflügelten Weibchenformen fanden (s. oben S. 262). Am sichersten konnte ich für Kol. 21 (Bez. VIII), die sehr oft untersucht wurde, das Fehlen von *Lomechusa* und ihren Larven von 1895 bis 1897 feststellen (später verschwand sie).

c) Unter der Gesamtzahl von 410 (412) Kolonien waren ferner **79** (bzw. 80), also ungefähr 20%, welche keine Pseudogynen, wohl aber *Lomechusa*, aber meist nur vorübergehend und in geringer Zahl, enthielten. Larven von *Lomechusa* wurden nur in sieben derselben gefunden, also in etwa 8,5% jener *Lomechusa*-haltigen, aber pseudogynenfreien Kolonien.

Nur in einer dieser sieben Kolonien (Kol. 274, im Bez. V), welche bereits auf der Vorstufe zur Pseudogynenbildung stand, waren die *Lomechusa*-Larven regelmäßig und zahlreich vorhanden; in dieser Kolonie wurden auch einmal (Mai 1898) zahlreiche alte *Lomechusa* zur Paarungszeit beisammen gefunden (20 Stück). Einen Übergang zur hochgradigen *Lomechusa*-Zucht dieser Kolonie zeigt die Kol. 119 (Bez. IV), wo einmal (April 1897) fünf *Lomechusa*, darunter ein Pärchen in Copula, beisammen gefunden wurden und dann Anfang Juni ein halbes Dutzend *Lomechusa*-Larven sichtbar waren. Andre jener

sieben Kolonien stellen wiederum Vorstufen zu diesem niederen Grade der *Lomechusa*-Zucht dar.

In weitaus den meisten — in mindestens 90% — jener zwar *Lomechusa*-haltigen, aber noch pseudogynenfreien 80 Kolonien kam es überhaupt noch nicht zur Larvenzucht von *Lomechusa*, sondern nur zur Imaginespflege derselben, selbst dann, wenn die Imagines zur Paarungszeit in Mehrzahl (zwei bis zehn Stück zugleich) daselbst angetroffen worden waren.

d) Das Verhältnis der Gesamtzahl der *sanguinea*-Kolonien jenes Gebietes zur Zahl der *Lomechusa*-haltigen betrug 412 : 126, also annähernd **3** : **1**. Obwohl somit ungefähr 33% der Kolonien jenes Gebietes *Lomechusa* beherbergten, kam es zur Larvenerziehung von *Lomechusa* doch nur in ungefähr 53 jener Kolonien, also in etwa **13**% der Gesamtzahl des Gebietes, und unter diesen 53 waren 46 (also ungefähr **90**%) pseudogynenhaltige Kolonien!

e) Das Verhältnis der Zahl der damals *Lomechusa*-freien Kolonien zur Zahl der damals *Lomechusa*-haltigen und zur Zahl der damals *Lomechusa*-züchtenden betrug somit 286 : 126 : **53**, oder annähernd 11,4 : 5 : **2,1**. Fast dasselbe Verhältnis finden wir aber auch zwischen den *Lomechusa*-freien, den *Lomechusa*-haltigen und den Pseudogynen-haltigen Kolonien, nämlich 286 : 126 : **52**!

Rechnet man zu den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien noch diejenigen (6) pseudogynenhaltigen hinzu, in denen damals — teils bloß zufällig, teils wegen der Erziehung von Macropseudogynen — keine *Lomechusa*-Larven aktuell gefunden wurden, obwohl sie früher wenigstens vorhanden gewesen sein müssen, so gestaltet sich das Zahlenverhältnis der *Lomechusa*-freien, der *Lomechusa*-haltigen und der *Lomechusa*-züchtenden Kolonien wie 286 : 126 : **59** oder annähernd wie 11,4 : 5 : **2,4**. Nach der Theorie müssen ja auch die *Lomechusa*-züchtenden Kolonien etwas zahlreicher sein als die pseudogynenhaltigen, weil es erst durch andauernde *Lomechusa*-Zucht in einer Kolonie zur Pseudogynenerziehung kommt. Dabei ist allerdings auch das schließliche Aussterben der pseudogynenhaltigen Kolonien mit in Rechnung zu ziehen.

In diesen Ergebnissen a—e tritt der ursächliche Zusammenhang zwischen der *Lomechusa*-Zucht und der Pseudogynenerziehung klar zutage. Aber es zeigt sich aus ihnen auch ebenso klar, daß über die *Lomechusa*-Zucht in einer *sanguinea*-Kolonie nicht die Anwesenheit von *Lomechusa* zur Paarungszeit entscheidet, sondern das Verhalten der Ameisen gegenüber den aufgenommenen

Lomechusa-Pärchen. Dies wird auch durch die nun folgenden Punkte bestätigt.

2. Infektionsversuche mit Lomechusa und Unterdrückungsversuche der Lomechusazucht in freier Natur.

2a. Künstliche Infektionsversuche in freier Natur.

Während der fünfjährigen Statistik der *sanguinea*-Kolonien bei Exaten wurde wiederholt der Versuch gemacht, reine, d. h. *Lomechusa*-freie und Pseudogynen-freie, kräftige Kolonien mit *Lomechusa* massenhaft zu infizieren und sie dadurch zur *Lomechusa*-Zucht und infolge derselben zur Pseudogynenerziehung zu verleiten. Der Erfolg war ein negativer[1], obwohl die Versuche mehrere Jahre lang mit allen erforderlichen Vorsichtsmaßregeln[2] fortgesetzt wurden, und sowohl nicht bloß Imagines, sondern auch Larven von *Lomechusa* zu den Experimenten verwandt wurden. Dieselben beziehen sich auf die Kol. 8 und Kol. 210 der statistischen Karte[3].

Kol. 8 (im Süden des Bez. II) war eine starke *sanguinea*-Kolonie (etwa 8000—10 000 Arbeiterinnen) von großer Arbeiterrasse, die ich schon seit 1885 kannte. 1895 wurden im April und Mai nacheinander

[1] Ebenso vergeblich war auch ein Ende Mai 1901 bei Luxemburg angestellter Versuch, eine isoliert gelegene, kräftige *sanguinea*-Kolonie (mit *rufibarbis* als Sklaven), die bei Fort Olisy sich befand, durch ein *Lomechusa*-Pärchen vom Johannisberg bei Düdlingen zu infizieren (Nr. **168**, S. 63). Desgleichen ein im Mai 1904 unternommener Versuch, eine *pratensis*-Kolonie bei Luxemburg mit *Lomechusa* zu infizieren. Über letzteren Versuch s. Näheres in Nr. **168**, S. 17.

[2] Die zu übertragenden *Lomechusa* bzw. *Lomechusa*-Larven wurden niemals mit den Fingern berührt, sondern in Glasröhren mit Erde aus den infizierten Kolonien in die zu infizierenden gebracht.

[3] Die Sklaven waren in beiden Kolonien *fusca*, in Kol. 8 nur 1—2%, in Kol. 210 3—5%. Die Anwesenheit der Sklaven ist von keinem Einfluß auf die *Lomechusa*-Zucht, wie aus meinen zahlreichen Beobachtungen in künstlichen Nestern hervorgeht. Die Sklaven richten sich stets nach dem Benehmen der *sanguinea* gegenüber *Lomechusa*. S. Nr. **164**, S. 148, c[3]. — Unter den 52 pseudogynenhaltigen Kolonien der Exatener Statistik hatten drei (Kol. 21, 23, 170) *fusca* und *rufibarbis* als Sklaven, eine (Kol. 165) nur *rufibarbis*, alle übrigen nur *fusca*, öfters in zahlreichen Prozenten (10% oder mehr der Gesamtbevölkerung). Unter den pseudogynenfreien, aber schon *Lomechusa*-haltigen Kolonien hatte Kol. 274, welche 1899 zahlreiche *Lomechusa*-Larven erzog, *rufibarbis* als Sklaven. Auch in Kol. 66 und 67, welche *pratensis* als einzige Sklavenart hatte, wurden wiederholt *Lomechusa* und deren Larven gefunden. Die Sklavenarten kommen für die *Lomechusa*-Zucht von *sanguinea* überhaupt nicht in Betracht. Anders verhält es sich mit *Atemeles emarginatus* (und *paradoxus*), deren Aufnahme bei *sanguinea* durch die betreffenden Sklaven erfolgt. S. Nr. **164**, S. 116ff.

35 *Lomechusa* aus verschiedenen fremden Kolonien vorsichtig unter die Heidekrautschollen, die das Nestinnere bedeckten[1], gebracht; Ende Mai und Anfang Juni dann noch 9 *Lomechusa*-Larven. Am 20. Mai sah ich eins der Pärchen in Copula unter den Ameisen des Nestes sitzen. Später sah ich in diesem Jahre weder *Lomechusa* noch *Lomechusa*-Larven daselbst. Es wurden — wie vorher in dieser Kolonie — im Juni eine Menge normaler Männchen und Weibchen von *sanguinea* erzogen, späterhin, von Anfang Juli an, eine Masse großer normaler Arbeiterinnen. 1896 waren von Ende März bis September überhaupt weder *Lomechusa* noch deren Larven im Neste zu sehen. Im April 1897 wurden mehrmals *Lomechusa* unter den Schollen beobachtet (4. IV.: 2; 15. IV.: 1; 22. IV.: 1; 30. IV.: 3). *Lomechusa*-Larven erschienen trotzdem nicht. 1898 traf ich weder *Lomechusa* noch deren Larven im Neste an. Auch in der Brutpflege der Ameisen war keine Änderung zu bemerken. Die im Frühjahr 1897 daselbst beobachteten Lomechusen waren ohne Zweifel von andern *sanguinea*-Kolonien zur Paarungszeit herzugewandert und dann wieder fortgegangen, ohne daß es zur *Lomechusa*-Zucht kam, weil die Ameisen dieser Kolonie sich noch ganz ihrer eigenen Brutpflege widmeten. — Analog verliefen auch die mit Kol. 210 (Bez. VIII) 1897—1898 angestellten Versuche.

2b. Künstliche Unterdrückungsversuche der Lomechusazucht in freier Natur.

Es wurden auch eine Reihe von Versuchen in der Exatener Statistik angestellt, in pseudogynenhaltigen Kolonien die *Lomechusa*-Zucht und infolgedessen die Pseudogynenzucht zu unterdrücken, indem ich ihnen mehrere Jahre hindurch die *Lomechusa* und deren Larven fortnahm. Die Versuche beziehen sich auf Kol. 1, 2, 6 und 191 der statistischen Karte. Sie hatten jedoch meist keinen durchgreifenden Erfolg, erstens weil stets neue Lomechusen zur Paarungszeit aus andern Kolonien hinzuwanderten, und zweitens, weil nach meinen Erfahrungen solche Kolonien, die sich durch die *Lomechusa*-Zucht bereits mehrere Jahre lang an die Pseudogynenerziehung gewöhnt haben, auch nach dem Verlust der *Lomechusa* und deren Larven nicht von der Pseudogynenerziehung ablassen[2] (patho-

[1] Über die Methode, abgestochene Heidekrautschollen zu Beobachtungszwecken auf die *sanguinea*-Nester zu legen, s. Nr. **131**, S. 101 und oben S. 259, Anm. 4.

[2] S. hierüber schon Nr. **131**, S. 100 und Nr. **168**, S. 60ff. und 63ff.

logische Aberration des Brutpflegeinstinktes). Immerhin war wenigstens bei den Versuchen mit Kol. 1 ein kleiner Erfolg bemerkbar, bei Kol. 191 ein etwas größerer.

Kol. 1 (Bezirk III) hatte 1894 viele *Lomechusa* und *Lomechusa*-Larven besessen. Von April 1895 an nahm ich ihr sämtliche (19) Lomechusen fort, die ich dort fand. In diesem Jahre traf ich denn auch keine *Lomechusa*-Larven in jener Kolonie; aber trotzdem wurden neue Pseudogynen neben normalen Arbeiterinnen von Mitte Juni an erzogen. Am 7. August sah ich sogar viele frisch entwickelte Pseudogynen, scheinbar mehr als frisch entwickelte Arbeiterinnen; da letztere sich jedoch rascher ausfärben als erstere, ließ sich das Verhältnis nicht näher feststellen. Im Frühling 1896 schien die Kolonie relativ weniger Pseudogynen zu haben als am Beginn von 1895 (höchstens 15% statt 25% der *sanguinea*). Aber obwohl ich in diesem Jahre wiederum die Lomechusen, die ich dort fand, wegnahm und keine *Lomechusa*-Larven erschienen, waren wiederum unter den bis Ende August frisch entwickelten Ameisen viele Pseudogynen. Die relative Gesamtzahl der Pseudogynen war aber doch nur noch 10—15%. 1897 wurden wiederum die Lomechusen im Frühling weggefangen, es erschienen keine *Lomechusa*-Larven, aber viele neue Pseudogynen. Ende Juni sah ich (im ganzen) ungefähr 20% Pseudogynen, im folgenden Frühling (April 1898) nur noch etwa 10%; hierbei ist zu berücksichtigen, daß die Pseudogynen meist viel kurzlebiger sind als die Arbeiterinnen, welche 3 Jahre und darüber erreichen können[1], während die Pseudogynen oft nur 1 Jahr alt werden. Die *Lomechusa*, die ich daselbst fand, wurden weggenommen; trotzdem erschienen diesmal im Juni eine Anzahl *Lomechusa*-Larven. Die Kolonie war damals noch über mittelstark (über 500 Arbeiterinnen samt den 4% *fusca*-Sklaven) und hatte nur noch etwa 5% Pseudogynen. Durch die fortgesetzte Wegnahme der *Lomechusa* scheint sich die Kolonie doch etwas erholt zu haben, indem trotz alljährlicher Erziehung neuer Pseudogynen die Prozentzahl derselben immerhin von 20—25% in den Jahren 1894—1895 auf 5% Ende 1898 gesunken war bei ungefähr gleichbleibender Zahl der Gesamtbevölkerung.

Kol. 2 (Bezirk II), welche 1895 nur etwa 5% Pseudogynen besaß, erzog nach der Fortnahme der *Lomechusa* (1894 und 1895) trotzdem 1895, 1896 und 1897 eine Anzahl *Lomechusa*-Larven und neue Pseudogynen; sie verschwand 1898. — Kol. 6 (im Süden von Bez. II),

---

[1] S. über das individuelle Alter der *Formica*-Arbeiterinnen Nr. **146**, S. 213.

welcher im April 1895, als sie schon über 15% Pseudogynen besaß, die *Lomechusa* fortgenommen wurden, hatte trotzdem am 11. Juni eine erwachsene *Lomechusa*-Larve und am 13. September eine (dort entwickelte oder im Herbst hinzugewanderte?) *Lomechusa*; die Pseudogynenzahl hatte damals relativ etwas abgenommen. 1896 und 1897, wo die *Lomechusa*-Wegnahme nicht mehr durchgeführt wurde, stieg die Pseudogynenzahl rapid auf 40—50% und schließlich auf 70—80%, worauf die Kolonie spurlos verschwand und ihr Nest durch die pseudogynenfreie Kol. 110 besetzt wurde; sie ist wohl sicher infolge der Lomechusazucht ausgestorben.

Der Versuch mit Kol. 191 (Bezirk IV), welche vom 21.—23. September 1898 ganz ausgegraben und ihrer sämtlichen Lomechusen (**116** Stück!) beraubt wurde, hatte den Zweck, die Herbstzahlen von *Lomechusa* und ihr Winterquartier festzustellen, nicht aber, die *Lomechusa*-Zucht in jener Kolonie zu unterdrücken. Die betreffenden Beobachtungen werden daher später (im 10. Kap.) bei den Herbstfunden von *Lomechusa* zu berichten sein. Diese Kolonie scheint sich nach dem Verlust ihrer *Lomechusa* bedeutend gekräftigt zu haben.

Über Versuche mit Pseudogynenerziehung in künstlichen Beobachtungsnestern siehe bereits Nr. **168** (1909), S. 64—72. In diesen Fällen wurden überhaupt keine Pseudogynen mehr erzogen, selbst wenn Königin und Arbeiterinnen aus pseudogynenhaltigen Kolonien entnommen waren. Aber ebensowenig kam es in solchen Nestern zur Erziehung von Weibchen, selbst wenn Königin und Arbeiterinnen aus normalen Kolonien stammten. Hier scheinen also andre Gründe vorzuliegen, welche trotz der *Lomechusa*-Pflege die Erziehung von Pseudogynen verhinderten. Letztere fällt in freier Natur zwar zeitlich mit der Arbeitererziehung zusammen (Juli und August), nicht mit der Weibchenerziehung in normalen Kolonien (Mai und Juni). Da sie aber eine pathologische Mischung von Weibchenerziehung mit Arbeitererziehung darstellt, ist ihr Fortfallen in den geschlossenen Beobachtungsnestern vielleicht daraus zu erklären, daß hier die Tendenz der Brutpflege überhaupt nur auf Arbeitererziehung gerichtet ist (s. Nr. **168**, S. 69 unten).

3. In freier Natur pseudogyn gewordene Kolonien und deren schließliches Aussterben.

3a. Im Laufe der Statistik pseudogynenhaltig gewordene Kolonien.

Trotz des Mißlingens der künstlichen Infektionsversuche *Lomechusa*-freier Kolonien (s. oben S. 266) konnte ich doch wiederholt fest-

stellen, daß *Lomechusa*-züchtende Kolonien in freier Natur von selber pseudogynenhaltig wurden.[1] Im Jahre 1896 fand ich zum erstenmal Pseudogynen in einer Reihe von Kolonien, in denen 1895, bzw. im Frühling 1896 noch keine Pseudogynen gewesen waren, nämlich in Kol. 36, 56, 165, 182, 231, 235; 1897 wurden zum erstenmal Pseudogynen gefunden in Kol. 4, 23, und 57; 1898 in Kol. 95 und 306; letztere beiden Kolonien waren aber schon im Sommer 1897 pseudogynenhaltig geworden, da die ersten Pseudogynen im April, bzw. Mai 1898 daselbst gesehen wurden.

In Kol. 36 (Bez. II), welche 1895 *Lomechusa*-Larven erzog, aber noch keine Pseudogynen hatte, wurden die ersten frischentwickelten Pseudogynen im August 1896 gefunden, und zwar bis Ende August sehr viele, so daß am 2. September fast die Hälfte der frischentwickelten Ameisen und 10% der Gesamtbevölkerung aus Pseudogynen bestand. Die *Lomechusa*-Zucht hatte ich 1896 in ihr nicht beobachten können, da die Kolonie Anfang Juni auswanderte und erst Ende Juli zurückkehrte; im März und April hatte ich jedoch wiederholt *Lomechusa* im Neste gesehen, einmal sechs Stück zugleich unter den Nestschollen. In Kol. 56 (Bez. II) wurden die ersten Pseudogynen, etwa 3% der Gesamtbevölkerung, im April 1896 beobachtet; sie war also bereits im Sommer 1895 pseudogyn geworden, wo sie *Lomechusa*-Larven im Mai und Juni hatte, aber dann auswanderte und erst im April des folgenden Jahres wieder am alten Nestplatze erschien. Kol. 182 (Bez. IV) hatte im Juni 1896 *Lomechusa*-Larven erzogen; damals waren noch keine Pseudogynen da, im April 1897 besaß sie jedoch etwa 3% Pseudogynen, war also im Juli oder August 1896 pseudogynenhaltig geworden. In Kol. 231 (Bez. IV) wurden im Juni 1896 *Lomechusa*-Larven erzogen; im Juli und August wurde sie nicht besucht. Im April 1897 enthielt sie einige wenige Pseudogynen, die im Sommer 1896 erzogen worden waren. 1898 war die Pseudogynenzahl auf etwa 5% gestiegen; die *Lomechusa*-Zucht wurde in ihr auch in diesem Jahre fortgesetzt. Kol. 235 (Bez. II) hatte im Juni 1896 noch keine Pseudogynen; die ersten wurden in geringer Zahl im August erzogen. Die *Lomechusa*-Larven hatte ich daselbst nicht gesehen, weil die Kolonie

---

[1] S. hierüber auch Nr. **168**, (1909) S. 63. Gegen den blastogenen Ursprung der Pseudogynen (s. Nr. **46**) sind diese Beobachtungen entscheidend. Auch Reichensperger (Beobachtungen an Ameisen, Biol. Zentralbl. 1911, S. 596) berichtete über eine *Lomechusa*-züchtende, 1906 noch pseudogynenfreie und 1907 pseudogynenhaltig gewordene *sanguinea*-Kolonie bei Oberwinter im Rheinland.

im Juni nur ganz vorübergehend besucht worden war. 1897 wurden im Juni *Lomechusa*-Larven erzogen, und Ende August erschienen wieder frischentwickelte Pseudogynen, aber nur wenige; 1898 hatte die Kolonie etwa 3 % Pseudogynen.

Von besonderem Interesse für den Zusammenhang der Pseudogynenerziehung mit der *Lomechusa*-Zucht ist Kol. 23 (Bez. VIII), da hier plötzlich eine große Menge Pseudogynen erschien. Es war eine volkreiche, übermittelstarke Kolonie (über 1000 Bewohner) von großer Arbeiterrasse der *sanguinea*[1]. 1895 und 1896 fand ich keine Pseudogynen im Neste, aber auch keine *Lomechusa* oder deren Larven. (Eine Pseudogyne, die ich am 19. Mai 1895 bemerkt zu haben glaubte, erwies sich bei näherer Untersuchung als eine Arbeiterin.) Am 25. August 1897 war ich daher sehr überrascht, etwa 30 % Pseudogynen unter den frischentwickelten Ameisen zu finden. Wenn meine »Lomechusa-Pseudogynentheorie« richtig war, so mußten in diesem Sommer Larven von *Lomechusa* hier erzogen worden sein; da die frischentwickelten Käfer erst im Herbste wieder gelegentlich wandern, mußten letztere noch im Neste sein. Im Frühling 1897 (April bis Juni) hatte ich diese Kolonie nicht besucht und nur am 9. Juli ihre Anwesenheit am alten Nestplatze konstatiert. Ich beschloß daher, um jetzt die Probe auf das Exempel zu machen, die Kolonie am 28. August auszugraben. In den oberen Nestteilen waren keine *Lomechusa*; unter den *sanguinea* waren fast 40 % frischentwickelte, blasse Pseudogynen, einige wenige größere (an die Macropseudogynen sich annähernd) schon weiter ausgefärbt[2]; ferner zahlreiche Kokons von Arbeiterinnen oder Pseudogynen. Endlich in einer Tiefe von 40 cm unter der Oberfläche, in einem der tiefsten Gänge des Nestes, saß ungefähr ein Dutzend *Lomechusa* mitten in einem dichten Ameisenknäuel. Das Experiment erbrachte also eine auffallende Bestätigung der Theorie. Nach diesem Funde grub ich das Nest nicht weiter aus, um es nicht ganz zu zerstören; vielleicht hätte ich dabei noch einige Lomechusen gefunden.

---

[1] Als Sklaven waren 1895—1897 etwa 5 % *fusca* vorhanden, Ende Mai 1898 überdies 1—2 % *rufibarbis* von sehr dunkler Rasse (var. *fusco-rufibarbis* For.).

[2] Die Micro- und Mesopseudogynen sind überhaupt blasser als die Macropseudogynen und färben sich langsamer aus als die letzteren und als die normalen Arbeiterinnen. Das Vorkommen von einzelnen Macropseudogynen in dieser Kolonie, die erst am Anfang der Pseudogynenerziehung stand, ist wohl aus der Größe der Arbeiterrasse erklärlich; Übergänge zu geflügelten Weibchenformen fanden sich hier nicht.

Daß bereits pseudogyn gewordene Kolonien ihre Pseudogynen in freier Natur wiederum verlieren, kommt sehr selten vor (Kol. 36 und 165). In Kol. 36 (Bez. II), wo 1896 und 1897 Pseudogynen zahlreich erzogen worden waren, fand ich im April und Juni 1898 keine Pseudogynen mehr vor. Aber hier waren die *sanguinea* zuletzt überhaupt nur noch sehr gering an Zahl und die kurzlebigen Pseudogynen waren wahrscheinlich vor den Arbeiterinnen gestorben, während die relative Zahl der *fusca*-Sklaven jetzt 20% betrug. Die Kolonie verschwand noch in demselben Jahre (1898) ganz; ihr Aussterben wurde durch die fortwährenden Kämpfe mit einer *Tetramorium*-Kolonie, die in ihr Nest eingedrungen war, vermutlich noch beschleunigt. — In Kol. 165 (Bez. III) lagen die Verhältnisse anders. Hier fand ich nach vorausgegangener Erziehung von *Lomechusa*-Larven (Ende Mai und Juni) zum erstenmal im August 1896 zwei frisch entwickelte Pseudogynen. 1897 und 1898, wo ich weder *Lomechusa*, noch deren Larven im Neste fand, wurden keine Pseudogynen mehr erzogen, und die Kolonie, die ihre frühere Bevölkerungsstärke und ihre frühere relative Sklavenzahl (etwa 5%) bewahrt hatte, schien wieder normal geworden zu sein.

In den ebenerwähnten Fällen handelte es sich um Kolonien mit der gewöhnlichen Pseudogynenform (Micro- und Mesopseudogynen). Daß in Kolonien, welche Macropseudogynen enthalten, in der Pseudogynenerziehung gleichsam eine rückläufige Bewegung eintritt, indem es — nicht auf dem ehemaligen normalen Wege, sondern auf einem neuen Umwege (dem Dolloschen Gesetze entsprechend) — durch macropseudogyne Übergangsformen zur Erziehung von zweierlei geflügelten Weibchenformen kommen kann, wurde bereits oben (S. 262 und 264) bemerkt. Näheres über die Macropseudogynen, die nur in etwa $^1/_{10}$ aller pseudogynenhaltigen Kolonien vorkommen, siehe in Nr. 168, S. 56ff. Ob die Kolonien, die durch Macropseudogynen zur Weibchenerziehung zurückkehren, dadurch vor dem Untergang gerettet werden, blieb selbst für Kol. 21 von Exaten noch zweifelhaft, da nicht sicher festgestellt werden konnte, wie ihr Verschwinden im Herbst 1897 vor sich ging.

3b. Aussterben der Kolonien infolge der Lomechusazucht und der Pseudogynenerziehung.

Daß durch die *Lomechusa*-Zucht der eigenen Brutpflege in den *sanguinea*-Kolonien ein ungeheurer Schaden zugefügt wird, wurde bereits oben (S. 263) gezeigt; ebenso auch, daß die Pseudogynener-

ziehung den Charakter einer pathologischen Aberration des normalen Brutpflegeinstinktes trägt (oben S. 262). Da die Pseudogynen tatsächlich morphologisch und instinktiv degenerierte Wesen sind, muß mit ihrem Überhandnehmen die Kolonie schließlich eingehen. Aber es war trotzdem in einem *sanguinea*-reichen Gebiete wie jenem von Exaten sehr schwer, im einzelnen das Aussterben bestimmter *sanguinea*-Kolonien durch die Pseudogynenzucht sicher nachzuweisen; denn die *sanguinea* wandern häufig aus, und eine ohnehin schwache Kolonie ist dann oft sehr schwer wiederzufinden; noch schwerer ist es aber, in letzterem Falle die betreffende Kolonie individuell wiederzuerkennen, weil die *Lomechusa*-züchtenden und pseudogynenhaltigen Kolonien dazu neigen, sich in mehr oder minder zahlreiche kleinere Zweigkolonien zu zersplittern, die man nicht mit einer aussterbenden Einzelkolonie verwechseln darf. Immerhin konnte ich wenigstens für einige Kolonien ihr Aussterben infolge der Pseudogynenerziehung mit großer Wahrscheinlichkeit im Laufe der Statistik feststellen, z. B. für Kol. 6 (Herbst 1897 verschwunden, siehe oben S. 269) und Kol. 35 (Sommer 1898 verschwunden).

Kol. 35 im Bezirk II (= 35a, 3 m von 35 entfernt) war schon 1895 bei ihrer Eintragung eine wenig volkreiche, stark geschwächte Kolonie. Letzteres ging hier aus der relativ sehr großen Zahl der Hilfsameisen hervor[1] (*fusca*, im April 1895 bereits 50—60% der Gesamtbevölkerung), die in den folgenden Jahren relativ stetig zunahm, während die absolute und relative Zahl der *sanguinea* stetig abnahm; die relative Zahl der Pseudogynen, die im April 1895 erst etwa 3% betrug, stieg unter den *sanguinea* unterdessen stetig, und es wurde auch eine Mehrzahl alter magerer Weibchen in der Kolonie gefunden. Im Mai 1895 waren *Lomechusa* im Neste 35a, im Juni 1896 wurden in 35 und 35a *Lomechusa*-Larven und im August frischentwickelte Pseudogynen gefunden; da Ende August ziemlich viele frischentwickelte *fusca* zu sehen waren, muß in diesem Jahre auch

[1] Diese hohe Hilfsameisenzahl hätte, für sich allein betrachtet, auch umgekehrt erklärt werden können, nämlich durch ein sehr jugendliches Alter der gemischten Kolonie; dann wäre sie eine erst 1893 oder 1894 durch ein befruchtetes *sanguinea*-Weibchen mit Hilfe von *fusca* gegründete Adoptionskolonie oder Raubkolonie gewesen (s. Nr. **146**, S. 203 und Nr. **177**, S. 481 ff.). Aber alle übrigen Merkmale der Kol. 35 widersprechen dieser Deutung. Da ferner beim Aufgraben des Nestes nur mehrere alte *sanguinea*-Weibchen, aber keine *fusca*-Weibchen gefunden wurden, kann es auch keine auf Allometrose beruhende Allianzkolonie gewesen sein.

noch ein Sklavenraubzug stattgefunden haben[1]. Unter den frisch-erzogenen *sanguinea*-Pseudogynen waren die meisten Macropseudogynen, die auch noch im Frühling 1897 ungefähr 25% der Gesamtbevölkerung bildeten. Am 24. April 1898 wurden bei Untersuchung des Nestes 35, das diesmal auch aufgegraben wurde[2], außer zwei *Lomechusa* drei alte, magere *sanguinea*-Königinnen, kaum 100 *sanguinea*-Arbeiterinnen und Pseudogynen, darunter ungefähr 40% Meso- und Micropseudogynen (im August 1897 erzogen) gefunden, aber keine Macropseudogynen mehr, die unterdessen gestorben waren; ferner etwa 300 (?) *fusca*-Sklaven! Am 23. Mai 1898 waren beide Nester wiederum bewohnt. In Nest 35 war ein altes, mageres *sanguinea*-Weibchen bei nur fünf *sanguinea*-Arbeiterinnen und fünf Pseudogynen und bei 60—70 *fusca*-Sklaven; in 35a war die Zahl der *sanguinea* etwas größer, auch hier viele Pseudogynen darunter; in beiden Nestern befanden sich noch einige Eierklumpen. Mitte Juni 1898 waren die *sanguinea* bis auf eine Arbeiterin verschwunden, die *fusca* waren wahrscheinlich fortgezogen. Beide Nester wurden hierauf von *Tetramorium* bewohnt. Kol. 35 blieb trotz sorgfältigen Suchens spurlos verschwunden. An ihrem Aussterben ist wohl nicht zu zweifeln.

Bei der schon früher (oben S. 270 und 272) erwähnten Kol. 36 (Bezirk II) blieb es zweifelhaft, ob nicht die Kämpfe mit *Tetramorium* der bereits durch Pseudogynenzucht geschwächten Kolonie den Rest gegeben hat. Bei Kol. 21 (Bez. VIII, im Herbst 1897 verschwunden) blieb es zweifelhaft, ob sie nicht ausgewandert ist. Allerdings war sie trotz ihrer früheren Stärke schon im April 1897 nur noch eine schwache Kolonie, kaum 200 Ameisen, mit etwa 50% Pseudogynen unter den *sanguinea* und etwa 50% *fusca*-Sklaven in der Gesamtbevölkerung! Hiernach ist es sehr wahrscheinlich, daß ihr Verschwinden auf Aussterben beruhte, obwohl sie 1895 durch Erziehung von Macropseudogynen zweierlei geflügelte Weibchenformen erzeugt hatte (s. oben S. 262) und 1896 noch eine volkreiche Kolonie von mehreren Tausend Arbeiterinnen war. Das Nest wurde später von *Tetramorium* besetzt, bis im Sommer 1898 eine andre *sanguinea*-Kolonie (wahrscheinlich war es Kol. 23) einwanderte.

---

[1] Raubzüge, die von der Stelle der späteren Kol. 35 ausgingen und bis auf 100 m weit gegen *fusca*-Nester sich richteten, hatte ich schon Juli 1894 und in früheren Jahren beobachtet. Mit Sicherheit ließ sich jedoch die Identität jener Kolonie mit Kol. 35 der statistischen Karte von 1895 nicht mehr feststellen.

[2] Das Nest 35a war damals unbewohnt.

Zersplitterung der infizierten Kolonien und Rekonzentrierung derselben. — Eine nachteilige Wirkung der *Lomechusa*-Zucht auf die *sanguinea*-Kolonien zeigt sich auch, und zwar oft schon vor Beginn der Pseudogynenerziehung, in der Zersplitterung der ursprünglich einheitlichen Kolonie. Hierauf habe ich bereits 1909 (Nr. **168**, S. 52) aufmerksam gemacht. Während *Lomechusa*-freie Kolonien im Laufe ihrer Entwicklung häufig konstant auf ein Nest konzentriert bleiben und in demselben eine sehr hohe Bevölkerungszahl von gegen 10 000 Arbeiterinnen erreichen (Kol. 8, 59, 216, 225, 226, 385 von Exaten und Kol. 37 von Luxemburg), führt die *Lomechusa*-Zucht besonders oft zur Zersplitterung der Kolonie, indem viele Zweignester angelegt werden[1], in denen die *Lomechusa* gepflegt und ihre Larven erzogen werden. Ist aber dann nach Verlauf mehrerer Jahre die Bevölkerungszahl dieser Nester durch die *Lomechusa*-Zucht stark geschwächt worden — teils durch die Verheerungen, welche die *Lomechusa*-Larven unter der Ameisenbrut anrichten, teils durch die Erziehung der Pseudogynen —, so vereinigen sich die getrennten Zweigkolonien oft wieder in einem Neste (»Zentralkolonie« oder »Rekonzentrationsnest«[2]), das dann nicht selten eine beträchtliche Zahl alter, aber meist magerer Königinnen enthält (Kol. 2, 3, 4, 6 [Bez. II], 156—157, 240 [Bez. III], 273 [Bez. V] bei Exaten). Auf dem Johannisberg bei Kayl (bei Düdlingen, Luxemburg) traf ich am 9. Mai 1906 eine pseudogyne *sanguinea*-Kolonie, die sogar 35—40 entflügelte Weibchen enthielt. Mit der oben (S. 261) erwähnten Tatsache, daß in den *sanguinea*-Kolonien beim Beginn der *Lomechusa*-Zucht die Weibchenerziehung ausfällt, an deren Stelle die *Lomechusa*-Erziehung tritt, steht diese Erscheinung nicht im Widerspruch. Während in einer lebensfrischen normalen *sanguinea*-Kolonie, die meist nur eine, aber sehr dicke Königin enthält, in jedem Jahr zuerst geflügelte Geschlechter (Männchen und Weibchen oder eines von beiden) und dann erst Arbeiterinnen erzogen werden, wird in den *Lomechusa*-

[1] Daß eine *sanguinea*-Kolonie mehrere Nester hat, die abwechselnd oder gleichzeitig bewohnt werden, ist eine häufige Erscheinung, die nicht mit dieser Zersplitterung verwechselt werden darf. S. Nr. **59**, 2. Aufl. (1900), S. 75ff. und Nr. **168**, S. 48.

[2] Das Wort »Zentralkolonie« habe ich (Nr. **162**, S. 289 und Nr. **173**, S. 99) auch für jene Wirtskolonien gebraucht, in denen die *Lomechusa* (bzw. die *Atemeles*) zur Paarungszeit sich in Masse versammeln. Für *sanguinea* fallen die Zentralkolonien von *Lomechusa* mit den Rekonzentrationsnestern der Wirtsameise tatsächlich meist zusammen. Bezüglich der Zentralkolonien der *Atemeles*-Arten liegen die Verhältnisse anders (s. Nr. **173**, S. 99 u. 100).

züchtenden Kolonien, auch wenn infolge der Rekonzentration der Zweigkolonien viele alte Weibchen vorhanden sind, doch für die Fortpflanzung der Art (abgesehen von den kümmerlichen Männchen) gar nicht mehr gesorgt, sondern außer den *Lomechusa*-Larven nur mehr oder minder schwächliche Arbeiterinnen und Pseudogynen erzogen; eine Ausnahme hiervon machen nur die wenigen macropseudogynen Kolonien, die zur Weibchenerziehung zurückkehren. Die Lebensdauer der betreffenden Kolonie kann durch die Rekonzentration der zersplitterten Zweigkolonien infolge der Vermehrung der Zahl der Arbeiterinnen und der alten Weibchen zwar verlängert, aber ihr Untergang nicht lange aufgehalten werden. Nur wenn in einer solchen degenerierenden Kolonie neue befruchtete Weibchen aus fremden Kolonien aufgenommen werden, ist letztere Möglichkeit vorhanden. In künstlichen Beobachtungsnestern ist es mir zwar öfters gelungen, *sanguinea*-Königinnen durch fremde Arbeiterinnen der eigenen Art aufnehmen zu lassen (s. z. B. Nr. **162**, S. 373 und Nr. **168**, S. 74); inwieweit dies jedoch auch in freier Natur, und zwar durch Arbeiterinnen pseudogynenhaltiger Kolonien geschieht, konnte ich nicht feststellen.

Die Rekonzentration einer zersplitterten *sanguinea*-Kolonie in einem Neste dürfte für sich allein wohl nicht genügen, um die oft sehr hohe Zahl alter, magerer Weibchen zu erklären, die 40 erreichen kann. Wahrscheinlich werden schon zur Zeit, wo beim Beginne der *Lomechusa*-Zucht — sei es nun in demselben Nest oder in Zweignestern der Kolonie — die letzten geflügelten Weibchen erzogen werden, diese durch die Arbeiterinnen vom Paarungsflug zurückgehalten, wobei ihre Befruchtung immerhin noch durch die im Neste erzogenen Männchen geschehen kann. Dadurch wird die Zahl der Eierlegerinnen vermehrt und der Vernichtung der Kolonie durch den Brutfraß der *Lomechusa*-Larven entgegengewirkt (vgl. auch die Beobachtungen über Kol. 240 auf S. 277).

Obwohl, wie oben gezeigt wurde, das Aussterben einer bestimmten *sanguinea*-Kolonie infolge der *Lomechusa*-Zucht und der Pseudogynenerziehung sich nur in seltenen Fällen sicher verfolgen läßt (z. B. für Kol. 6 und 35), so ergibt sich jenes Endresultat doch auch aus einem Überblick der betreffenden Erscheinungen auf dem ganzen Gebiete.

Einen allmählichen Niedergang der Volkszahl in pseudogynenhaltigen Kolonien konnte ich während der fünfjährigen Statistik von Exaten besonders im Bezirk II trotz der beträchtlichen Zahl der alten

Königinnen in einigen derselben konstatieren. Ferner waren mehrere pseudogynenhaltige Kolonien, in denen ich von 1887 an *Lomechusa* und deren Larven gefunden hatte, 1895 beim Beginn der Statistik bereits verschwunden und somit als ausgestorben anzunehmen.

Schließliches Schicksal der Infektionsgebiete. — Wie das Schicksal eines von *Lomechusa* stark infizierten *sanguinea*-Gebietes, das zahlreiche pseudogynenhaltige Kolonien aufweist, nach einer größeren Anzahl von Jahren sich gestaltet, zeigen die folgenden Beobachtungen.

Mein Kollege P. Hermann Schmitz S. J. teilt mir folgendes mit. 1902—1905 fand er bei Tüddern in der Rheinprovinz, $^3/_4$ Stunden von der holländischen Stadt Sittard, an den Wegrändern eines Kiefernwaldes zahlreiche *sanguinea*-Nester, ungefähr alle 10 m ein Nest. *Lomechusa* und Pseudogynen waren in denselben zahlreich vorhanden. 1911 konnte er daselbst nach langem Suchen nur noch eine einzige Kolonie finden, mit vielen alten, mageren Weibchen und in $^1/_2$ m Tiefe eine Anzahl *Lomechusa*. Es war dies offenbar eines der obenerwähnten Konzentrationsnester (Zentralkolonie), in welchem eine durch *Lomechusa*-Zucht zersplitterte Kolonie sich wieder gesammelt hatte. 1913 endlich suchte er drei Tage lang vergeblich den ganzen Wald ab, ohne überhaupt eine einzige *sanguinea*-Kolonie zu finden; die letzte, 1911 noch vorhandene, mußte also unterdessen auch ausgestorben sein.

Für mein auf der statistischen Karte verzeichnetes *sanguinea*-Gebiet von Exaten kann ich folgendes berichten. Dasselbe war Mitte Juni 1900 (von Luxemburg aus) von mir wieder besucht worden, um der Kol. 240 (Bezirk III) *Lomechusa* und deren Larven zu Versuchszwecken zu entnehmen. Die Kolonie war seit Juni 1896 registriert und bis Mitte August 1899 sorgfältig kontrolliert worden. 1896 war sie eine starke Kolonie, welche fünf, mehrere Meter voneinander entfernte Nester bewohnte[1]. In einem derselben wurden im Juni 1896 noch eine Anzahl geflügelter normaler Weibchen erzogen, und zwar zugleich mit zwei *Lomechusa*-Larven[2]; später wurden in allen Nestern dieser Kolonie niemals mehr Weibchen erzogen, sondern nur Arbeite-

[1] Das Nest 240a, das erst 1897 (in 8 m Entfernung) angelegt wurde, sowie die Nester der Kolonien 86 und 87, die erst später als mit Kol. 240 wahrscheinlich zusammengehörig erkannt wurden, sind dabei nicht mitgerechnet.

[2] Diese gleichzeitige Erziehung von Weibchen und *Lomechusa* in demselben Neste ist ein in meiner Statistik isoliert dastehender Ausnahmefall, weshalb ich ihn hier besonders erwähne.

rinnen und Pseudogynen und eine Anzahl auffallend kleiner (parthenogenetisch erzeugter?) Männchen. Die Kolonie befand sich 1896 gerade im Beginn des Pseudogynenstadiums. In den folgenden Jahren stieg die Infektion (1897 etwa 8% Pseudogynen) infolge der *Lomechusa*-Zucht; letztere verteilte sich aber auf die verschiedenen Nester oft ganz verschieden. Unter den Heidekrautschollen des Hauptnestes fand ich am 12. Mai 1897 63 *Lomechusa* sitzend, worunter 6 Pärchen in Copula, die aber nachher in die benachbarten Nester dieser und andrer Kolonien sich zerstreuten, um dort ihre Brut erziehen zu lassen; in diesem Neste fand ich 1897 nur eine einzige *Lomechusa*-Larve. Bei der Untersuchung Mitte Juni 1900 war die Kolonie in einem Neste rekonzentriert; dasselbe wurde ausgegraben und ergab 30 bis 40 Stück *Lomechusa*-Larven, ein altes[1] *Lomechusa*-Weibchen und 30 bis 40 alte, mehr oder minder magere *sanguinea*-Königinnen; Pseudogynen waren ungefähr 5%, *fusca*-Sklaven ungefähr 3% vorhanden, ferner eine große Menge Eierklumpen und junge Larven von Arbeiterinnen oder Pseudogynen, außerdem viele ältere Larven und Kokons, aber keine von geflügelten Geschlechtern. Für ein Versuchsnest wurden nur die *Lomechusa* und deren Larven, zwei Königinnen und eine Anzahl Arbeiterinnen und Sklaven und etwas Brut mitgenommen; die Kolonie behielt also noch eine Masse alter Weibchen usw.

13 Jahre später (im Juni 1913) besuchte ich das Gebiet wieder. Kol. 240 sowie sämtliche ehemals in ihrer Nachbarschaft im südlichen Teile des Bezirkes III der Karte gelegenen Kolonien (86, 87, 87a, 53, 54, 156, 157 usw.) waren spurlos verschwunden, obwohl das Terrain gerade hier keine Veränderung (durch Neubepflanzung usw.) aufwies. Nur im äußersten Norden des ehemaligen Bezirks III fand P. Schmitz im Juni 1913 eine einzige pseudogynenhaltige Kolonie, aber an einer Stelle, die auf der Karte keine Kolonie hatte; deshalb ließ sie sich auch nicht mit einer der letzteren identifizieren. Im ganzen übrigen Pseudogynenbezirk III der Karte war kein einziges *sanguinea*-Nest mehr zu finden, obwohl derselbe 1895—1899 über

[1] D. h. nicht ein frischentwickeltes, sondern der Elterngeneration jener Larven angehöriges Weibchen. Ein zweites altes *Lomechusa*-Weibchen hatte ich bereits 2 Tage vorher (am 13. VI.) unter einer der Schollen des Nestes gefunden. Daß man in pseudogynenhaltigen Kolonien zur Zeit, wo bereits *Lomechusa*-Larven im Neste sind, noch eine alte *Lomechusa* oben findet, ist ebenfalls ein seltener Ausnahmefall, wie ich weiter unten zeigen werde (s. Kap. 5 und 6).

60, großenteils infizierte, Nester gehabt hatte. Während zweier Tage suchte ich dann das Gebiet der ehemaligen *Lomechusa*-Pseudogynenbezirke ab (mit Ausnahme der Bezirke I und V, die weiter abseits lagen), und fand daselbst keine einzige *sanguinea*-Kolonie. Dagegen wurden südlich von dem 1899 erst schwach infizierten Bezirke VII, der damals nur zwei pseudogynenhaltige Kolonien besaß, noch eine Reihe kräftiger *sanguinea*-Kolonien gefunden auf einer Strecke, welche während der Statistik (1895—1899) unter 13 Kolonien bloß drei vorübergehend und vereinzelt von *Lomechusa* besuchte Kolonien (90, 91, 350) zählte. Es kann wohl kaum zufällig sein, daß auf diesem Gebiete noch 1913 *sanguinea*-Kolonien zu finden waren.

Jene zweitägige Untersuchung war selbstverständlich zu kurz, um ein endgültiges Urteil über die vielleicht doch noch in den ehemaligen Pseudogynenbezirken vorhandenen *sanguinea*-Nester zu ermöglichen, obgleich deren Zahl im Vergleich zu 1899 sicherlich nur noch eine sehr geringe sein konnte. Es kommen ferner verschiedene Faktoren für das Verschwinden von *sanguinea*-Kolonien während jener 13 oder 14 Jahre in Betracht. Erstens der periodische Wechsel in der Bebauung des Bodens, durch den an die Stelle der ehemaligen Heidestrecken neuer Kiefernwald tritt und umgekehrt. Diese Veränderung der Bodenverhältnisse zeigte sich namentlich im Bezirk II und in einigen Teilen der Bezirke III und VIII. Für jenen Teil des Bezirks III, der die Umgebung der ehemaligen Kol. 240 bildete (s. oben), galt dieser Faktor jedoch nicht, auch nicht für den Bezirk IV. Als zweiter Faktor ist die Einwanderung von *rufa*-Kolonien in Teile des ehemaligen *sanguinea*-Gebietes zu nennen, wodurch die ohnehin schon durch die *Lomechusa*-Zucht geschwächten *sanguinea*-Kolonien ausgerottet oder verdrängt werden. Man vergleiche auf der Karte die Umgebung des *rufa*-Nestes R^4 (südlich vom Bezirk II), wo vor Beginn meiner Statistik (vor 1895) *sanguinea*-Kolonien sich befunden hatten, die durch die *rufa*-Einwanderung (von Norden nach Süden) verschwanden. Dieser Faktor ist beim Befunde von 1913 in Anrechnung zu bringen für den nordöstlichen Teil des Bezirks III und für den Bezirk VIII, wo *rufa* sich stark ausgebreitet hatte; aber z. B. nicht für den südlichen Teil von Bezirk III (Umgebung von Kol. 240) und nicht für den Bezirk IV. Für diese letzteren Gebiete ist das Verschwinden der *sanguinea*-Kolonien wohl fast ausschließlich auf den dritten Faktor zurückzuführen, nämlich auf das Aussterben der Kolonien infolge der *Lomechusa*-Zucht und der durch sie verursachten Pseudogynenerziehung.

3c. Gesamtbild des Einflusses der Lomechusapflege auf die Sanguineakolonien.

Durch das Eindringen der *Lomechusa* in ein *sanguinea*-Gebiet werden zuerst einzelne Kolonien zur Erziehung der *Lomechusa*-Larven veranlaßt, welche an die Stelle der Erziehung der eigenen Fortpflanzungsindividuen, namentlich der Weibchen, tritt; dadurch sind diese Kolonien für die Arterhaltung bereits ausgeschaltet. Nun beginnt in jenen Kolonien unter dem Einflusse der *Lomechusa*-Zucht eine pathologische Veränderung des Brutpflegeinstinktes der Arbeiterinnen, welche für die *Lomechusa*-Larven sehr günstig, für die Ameisenlarven jedoch sehr ungünstig ist, indem sie zu immer zahlreicherer Erziehung von krüppelhaften Pseudogynen führt. Mit dem Fortschreiten der *Lomechusa*-Zucht geht die Kolonie ihrem Untergange zu, teils direkt durch den Parasitismus der Adoptivlarven (Auffressen der Ameiseneier und -larven, Futterentziehung infolge der Fütterung der *Lomechusa*-Larven), teils indirekt durch das Überhandnehmen der relativen Pseudogynenzahl. Unterdessen greift durch die Wanderung der Lomechusen (s. unten Kap. 4—9) die Infektion allmählich auch auf die Nachbarkolonien über und dehnt sich immer weiter aus, bis schließlich der ganze *sanguinea*-Bezirk ausstirbt, während anderswo durch die geflügelten Weibchen, welche in den noch nicht infizierten Kolonien jenes Gebietes erzogen worden waren, neue, frische *sanguinea*-Kolonien gegründet werden[1].

Schlußfolgerungen.

Lomechusa strumosa ist somit tatsächlich der schlimmste Feind der *sanguinea*-Kolonien, den diese durch die Brutpflege, die sie seinen Larven zuwenden, selber züchten. Die »Amikalselektion« äußert sich hier als positiver Faktor, indem der Brutpflegeinstinkt der Ameisen in steigendem Grade immer einseitiger der Pflege der *Lomechusa*-Larven sich zuwendet. Die Ameisen bevorzugen die *Lomechusa*-Brut vor der eigenen, unterlassen darüber die Erziehung eigener Fortpflanzungsindividuen, ja sie »verlernen« darüber die Erziehung der eigenen weiblichen Larven (Pseudogynenerziehung), während sie in der *Lomechusa*-Erziehung »Fortschritte machen« und diese Adoptivlarven immer zweckmäßiger behandeln.

[1] Über deren Gründungsweise s. die Zusammenfassungen in Nr. **162**, S. 376ff., **168**, S. 72ff., **177**, S. 481ff. Dort sind auch die Arbeiten von Wheeler, Viehmeyer usw. zitiert.

Während in den nicht pseudogynenhaltigen Kolonien bei der Erziehung der *Lomechusa*-Larven meist der größte Teil derselben dadurch zugrunde geht, daß die Ameisen ihnen nach der Verpuppung keine Ruhe lassen, sondern sie — nach Analogie der eigenen Kokons — aus der Erde wiederum hervorziehen[1], kommt in den pseudogynenhaltigen Kolonien meist die Mehrzahl der Larven glücklich durch diese kritische Periode hindurch, indem die Puppen in der Erde belassen werden[2]. Eine Modifikation des Brutpflegeinstinktes der Ameisen ist hier wohl nicht zu verkennen, obwohl dieselbe — vom Standpunkte der normalen Brutpflege der Ameisen aus betrachtet — einen pathologischen Charakter zeigt.

Die Vervollkommnung der *Lomechusa*-Zucht, die mit der Pseudogynenerziehung Hand in Hand geht, vollzieht sich meines Erachtens stets aufs neue in den betreffenden Ameisenkolonien als »individuelle Modifikation« der Arbeiterinstinkte, aber — NB! — auf der erblichen Grundlage der Differenzierung des Brutpflegeinstinktes von *sanguinea* in bezug auf eine bestimmte Gastart, nämlich *Lomechusa strumosa* (s. Nr. **173**). Die Steigerung jener Instinktmodifikation kann sich auf seite der Ameisen nicht mehr vererben, wenn man von den seltenen Fällen der durch Macropseudogynenerziehung entstehenden Weibchen und der parthenogenetisch in pseudogynen Kolonien erzeugten Männchen absieht. Den Gästen dagegen kommen jene individuellen Fortschritte der Ameisen in der Pflege der Adoptivlarven auch stammesgeschichtlich, d. h. für die folgenden Generationen, zugute.

Vergleichspunkte zwischen *Lomechusa*, *Atemeles* und *Xenodusa*.

Durch die Einwirtigkeit von *Lomechusa strumosa*, welche ihre ganze Entwicklung bei derselben Wirtsameisenart (*F. sanguinea*) durchmacht[3], während die *Atemeles* und *Xenodusa* doppelwirtig sind

---

[1] Über diese kritische Periode in der Entwicklung von *Atemeles* und *Lomechusa* s. bereits in Nr. **11**, S. 95 (1890) und in vielen späteren Arbeiten. Ferner unten Kap. 5, S. 292, und B, Kap. 4a, 1 (Exatener Zuchtversuche 1896).

[2] S. hierüber besonders Nr. **173**, S. 133ff. und Nr. **180**, S. 63ff. (Separ. 6ff.). Vgl. auch Nr. **164**, S. 106. Ferner unten Kap. 5, S. 292, und B, Kap. 4a, 2 (Luxemburger Zuchtversuche 1904).

[3] Wahrscheinlich gilt dies auch für die übrigen paläarktischen *Lomechusa*-Arten (Nr. **56**). — *Lomechusa strumosa* geht bei ihren Wanderungen gelegentlich auch zu *F. rufa* oder *pratensis* über, wo es ebenfalls zur Pseudogynenbildung durch die Larvenerziehung dieses Käfers kommen kann. S. Nr. **83** und **131**,

— *Atemeles: Myrmica — Formica; Xenodusa: Camponotus — Formica* —, ist es verständlich, daß die pathologischen Folgen der Zucht der Adoptivlarven für die Larvenwirte (*Formica*) bei letzteren Gastgattungen nicht so bedeutend sind wie bei der *Lomechusa*-Zucht. Ich habe hierauf bereits früher (Nr. **131**, S. 104 ff.; **164**, S. 80 ff.; **173**, S. 99ff.) aufmerksam gemacht und verweise auf jene Ausführungen. Pseudogynenerziehung als Folge der *Atemeles*-Zucht kommt übrigens auch bei *F. fusca*, *rufibarbis* und *rufa* vor (s. Nr. **105**, **109**, **131**, **164**, **173**). Hier vertritt die *Atemeles*-Erziehung die Weibchenerziehung wie bei *F. sanguinea*. Für *F. truncicola* konnte ich dagegen in dem bisher einzigen Falle, wo die Larven von *Atemeles truncicoloides* zahlreich in einem *truncicola*-Neste erzogen wurden, keine Pseudogynenbildung beobachten, sondern es kamen hier sogar ziemlich viele geflügelte Weibchen zur Entwicklung (s. Nr. **180**, S. 64, S. 10 separ. und unten B, Kap. 3, d). Für mehrere nordamerikanische *Formica*-Arten ist Pseudogynenbildung durch Erziehung der Larven von *Xenodusa* von Muckermann[1] und Wheeler[2] entdeckt worden (s. auch Nr. **131**, S. 105).

4. Die Frühlingszahlen von Lomechusa in den Sanguineakolonien in freier Natur. Paarungszeit und Paarungswanderung.

Jordan (S. 379) meinte, die »beträchtliche Menge der Tiere«, die man oft in einer *sanguinea*-Kolonie finde, könne »unmöglich nur von einem Pärchen abstammen«. Diese vage Vermutung, die zudem von der irrtümlichen Voraussetzung ausgeht, daß nach meiner Ansicht

S. 102 und die *rufa*-Kolonie R^1 auf der statistischen Karte (im Bezirk II). Wahrscheinlich ist auch für die blaugestrichenen Kolonien R^5, R^{8a} und R^{8b} (links oben auf der Karte) eine, von Kol. 265 ausgegangene *Lomechusa*-Infektion anzunehmen. Für die Pseudogynen von *F. rufa* kommt übrigens hauptsächlich *Atemeles pubicollis* in Betracht (Nr. **105** und **109**), für jene von *F. pratensis* dagegen *At. pratensoides* (Nr. **149**).

[1] H. Muckermann, *Formica sanguinea*, subsp. *rubicunda* Em. and *Xenodusa cava* Lec., or the discovery of pseudogynes in a district of *Xenodusa cava* (Entomolog. News XV., Dec. 1904, S. 339—341, mit Tafel).

[2] W. M. Wheeler, A new type of social Parasitism among ants (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XX., 1904), p. 369 (*Xenodusa cava* und Pseudogynen von *F. incerta*); The Polymorphism of ants, with an account of some singular abnormalities due to Parasitism (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXIII., 1907, p. 1—93); Ants, their structure, development and behavior, New York 1910 (p. 96, 407, 526); Notes on the myrmecophilous beetles of the genus *Xenodusa*, with the description of the larva of *Xenodusa cava* Lec. (Journ. New York Entom. Soc. XIX., Nr. 3, 1911, p. 163—169).

stets nur ein Pärchen von *Lomechusa* in je einer Kolonie zur Copula gelangen dürfe (s. oben im I. Teil, S. 247 ff.), veranlaßt mich, auf Grund meiner zahlreichen Befunde in freier Natur gelegentlich der Exatener Statistik auf die Frage einzugehen: wie verhält sich die Zahl der Lomechusen in einer Kolonie (bzw. in einem Neste) zur Zahl der Pärchen, die in derselben nicht bloß zur Copula, sondern zur Brutpflege gelangen?

Um diese Frage kritisch zu beantworten, müssen folgende Punkte berücksichtigt werden:

1. Die Zahl der *Lomechusa*, die man im Frühling zur Paarungszeit in manchen *sanguinea*-Kolonien findet (erste Wanderungsperiode).
2. Die Zahl der *Lomechusa*-Larven, die in einer Kolonie erzogen werden.
3. Die Zahl der alten *Lomechusa*, die man gleichzeitig mit den Larven in den betreffenden Kolonien antrifft. Wo bleiben die übrigen? (Zweite Wanderungsperiode.)
4. Die Zahl der in einer Kolonie frisch entwickelten *Lomechusa* (Hochsommerfunde).
5. Die Herbstzahlen der in einer Kolonie zur Überwinterung sich zusammenfindenden *Lomechusa* (dritte Wanderungsperiode).
6. Die Zahl der Eier in den Eierstöcken der *Lomechusa*-Weibchen gegen Ende der Paarungszeit.

Aus dem Vergleich dieser Befunde untereinander wird sich ergeben, daß wir in keinem bisher in freier Natur beobachteten Falle mehr als zwei Elternpärchen anzunehmen brauchen, um die Zahl der in einem Neste beobachteten *Lomechusa* (bzw. ihrer Larven) zu erklären. In weitaus den meisten Fällen genügt sogar ein Elternpärchen. Diese statistischen Ergebnisse stehen also in vollem Einklange mit meinen Beobachtungen in künstlichen Nestern, wo bestimmte Pärchen von *Lomechusa* besonders sorgfältig gepflegt und zur Brutpflege in der betreffenden Kolonie »ausgelesen« wurden.

In dem gegenwärtigen Kapitel haben wir uns nur mit den Frühjahrszahlen von *Lomechusa* in einer Kolonie zu befassen.

4a. Vorbemerkung über die „Paarungszeit" von Lomechusa.

Die oberirdische Erscheinungszeit von *Lomechusa* beginnt je nach dem Frühlingswetter Anfang April oder schon Ende März. Dann kommen die Käfer aus ihrem Winterquartier in den tiefsten Gängen des Nestes herauf unter die Schollen, die man auf das Nest gelegt hat; der Raum unter den Schollen stellt den Versammlungsort

dar, wo die Ameisen mit ihren Brutklumpen (im Beginn des Frühlings auch oft mit den Königinnen) und mit ihren Gästen bei schönem Wetter sich aufhalten. Mit der oberirdischen Erscheinungszeit von *Lomechusa* beginnt auch schon die Vorbereitung zur Paarung; in diesem Sinne kann man den Beginn der Paarungszeit von *Lomechusa* mit dem Beginn ihrer oberirdischen Aufenthaltszeit gleichsetzen. Die Paarungszeit im engeren Sinne, wo man die Pärchen in Copula trifft, beginnt jedoch nach meinen Notizen erst nach Mitte April. So hatte ich z. B. schon am 30. März 1897 in Kol. 157 (Bezirk III) unter einer Scholle des Nestes wenigstens 12 *Lomechusa* beisammen gesehen unter den Ameisen und deren Königinnen. Das erste *Lomechusa*-Pärchen traf ich dagegen erst am 19. April 1897 unter zehn *Lomechusa*, die unter einer Nestscholle von Kol. 240 (Bezirk III) saßen. Von Ende April an steigt die Häufigkeit dieser oberirdischen Paarungen und erreicht ihren Höhepunkt um Mitte Mai. Von da an nimmt sie wieder ab und endet durchschnittlich Anfang Juni mit dem Erscheinen der ersten *Lomechusa*-Larven im Neste. Über einige ausnahmsweise späte oberirdische Paarungen werde ich später (im 6. Kapitel unter g) berichten. Mit der oberirdischen Paarungszeit ist auch die oberirdische Aufenthaltszeit der alten *Lomechusa* in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien zu Ende. (In den nicht *Lomechusa*-züchtenden Kolonien dauert sie dagegen länger; s. im 7. Kap. unter »Infektionswanderungen«.) Unterirdisch, d. h. in den tiefsten Brutkammern des Nestes, wird jedoch die Copula von den definitiv aufgenommenen Pärchen noch mehrere Wochen lang fortgesetzt. Dies ergibt sich aus den betreffenden Befunden in freier Natur (s. unten im 5. und 6. Kap.), sowie mit voller Sicherheit aus den Parallelbeobachtungen in künstlichen Nestern, wo ich schon seit 1888 (Nr. **5**, S. 61 Sep.) oftmals konstatierte, daß einzelne *Lomechusa*-Pärchen, die von den Ameisen besonders gut gepflegt wurden, bis Ende Juni oder bis in den Juli ihre Paarungen wiederholten. Vor Schluß der oberirdischen Paarungszeit vollzieht sich somit die »Auslese« bestimmter Pärchen, die von den Ameisen der betreffenden Kolonie zur Brutpflege zurückbehalten werden.

4b. Frühjahrszahlen von Lomechusa in einem Neste.

Während ich 1888 (Nr. **5**, S. 60 Sep.) die Zahl der im Frühling in einem *sanguinea*-Neste gefundenen Käfer nur auf höchstens sieben angab, traf ich später öfters höhere Zahlen:

In den 46 pseudogynenhaltigen Kolonien, welche *Lomechusa*

enthielten, öfters ein Dutzend und darüber gleichzeitig unter den Schollen des Nestes; z. B.:

Kol. 1 (Bez. III). — 30. IV. 1895: 13.
Kol. 2 (Bez. II). — 5. V. 1895: 11.
Kol. 87a (Bez. III). — 27. V. 1896: 15.
Kol. 180 (Bez. IV). — 9. IV. 1897: 15.
Kol. 157 (Bez. III). — 30. III. 1897: 12 (dortgelassen).
19. IV. 1897: 29 (bei ungefähr 25% Pseudogynen unter den *sanguinea*).
Kol. 240 (Bez. III). — 15. IV. 1897: 20 (dortgelassen).
12. V. 1897: **63**, darunter sechs Pärchen in Copula[1].

Letzteres ist die Höchstzahl der in einem Neste gleichzeitig gefundenen Lomechusen zur Paarungszeit. Die Erklärung derselben wird uns gleich noch zu beschäftigen haben.

In den 79 pseudogynenfreien Kolonien, welche *Lomechusa* enthielten, war die höchste, ganz isoliert dastehende Zahl der gleichzeitig gefundenen Lomechusen: Kol. 274 (Bez. V)[2]. — 12. V. 1898: **20**.

In den übrigen pseudogynenfreien Kolonien wurden höchstens zehn (in Kol. 53 [Bez. III], 20. V. 1895), in wenigen vier, fünf oder sieben (Kol. 203, 343, 119, 181), in den übrigen nur eine bis drei Lomechusen gleichzeitig in einem Neste gefunden.

Es sei ausdrücklich bemerkt, daß meine hier aufgezählten Früh-

---

[1] Hohe *Lomechusa*-Zahlen in einigen pseudogynenhaltigen Kolonien — diese Nester wurden aufgegraben — fand ich auch auf dem Johannisberge bei Kayl (Luxemburg) im Mai 1901 und 1906:

am 22. Mai 1901 in einer Kolonie 17 Stück, bei etwa 5% Pseudogynen;
am 9. Mai 1906 in einer Kolonie über 30 Stück, bei etwa 15% Pseudogynen. Letztere Kolonie war die oben (S. 275) erwähnte Konzentrationskolonie, in welcher ich 35—40 alte Weibchen fand. Am 22. Juni 1906 wurden in allen Nestern dieses stark infizierten Gebietes auch zahlreiche *Lomechusa*-Larven gefunden.

[2] Diese Kolonie (s. oben S. 264) stand bereits auf der Höhe der *Lomechusa*-Zucht, obwohl sie noch pseudogynenfrei war.

Eine hohe *Lomechusa*-Zahl fand auch A. Reichensperger Ende Mai 1906 bei Oberwinter im Rheinland in einer noch pseudogynenfreien Kolonie, nämlich gegen 40 Stück (Beobachtungen an Ameisen, Biol. Zentralbl. 1911, S. 596). Diese Kolonie war nach der *Lomechusa*-Zucht von 1906 bereits 1907 pseudogynenhaltig. Reichensperger teilte mir ferner mündlich mit, daß er im April 1910 hinter Schloß Stolzenfels bei Koblenz eine kleine *sanguinea*-Kolonie (200 bis 250 Bewohner, darunter *fusca* weit überwiegend) unter einem Steine fand mit 19 *Lomechusa*, worunter die Männchen zahlreicher waren als die Weibchen; ein Pärchen war in Copula. Pseudogynen waren keine vorhanden. Wahrscheinlich handelte es sich in diesem Falle um eine Paarungsversammlung von *Lomechusa* in einer noch jungen gemischten Kolonie.

jahrsfunde von *Lomechusa* der Exatener Statistik auf solche Käfer sich beziehen, die unter den Schollen des Nestes saßen, wo man an schönen, windstillen Frühlingstagen die Lomechusen der betreffenden Kolonie sicher mitten unter den Ameisen antrifft; Ausgrabungen um diese Jahreszeit ergaben keine höheren Zahlen, während z. B. am 22. März 1898 in Kol. 86 zehn Lomechusen aus dem Winterquartier in 1 m Tiefe ausgegraben wurden; oben befanden sich damals noch keine.

4c. Paarungswanderungen.

Alle dieser Frühjahrsfunde sind von keiner entscheidenden Bedeutung für die Frage, wie viele *Lomechusa*-Pärchen in den betreffenden Kolonien zur definitiven Aufnahme gelangen. Daß in den pseudogynenhaltigen Kolonien die *Lomechusa* weit leichter zur Fortpflanzung kommen als in den pseudogynenfreien, geht bereits aus den allgemeinen Ergebnissen meiner Statistik klar hervor (s. oben S. 260ff.); deshalb sind eben diese Kolonien die Zentren der *Lomechusa*-Infektion. Aber die auffallend hohen Frühjahrszahlen, z. B. die 63 *Lomechusa* Mitte Mai 1897 im Hauptnest von Kol. 240, beruhen sicher nur auf einer vorübergehenden Ansammlung der Käfer in einer sogenannten »Zentralkolonie« zum Zwecke der Paarung; man könnte diese Kolonien daher auch »Hochzeitskolonien von *Lomechusa*« nennen. Von dort aus wandern sie dann in die Nester der Umgebung, wie ich namentlich für Kol. 240 feststellen konnte (s. oben S. 278).

Wenigstens einige Spezialbefunde glaube ich hier anführen zu müssen:

Kol. 240 (Bez. III), 1897:

22. III.: Noch keine *Lomechusa* oben unter den Schollen der fünf Nester.

30. III.: 4 *Lomechusa* oben.

15. IV.: 20 *Lomechusa* unter allen Schollen zusammen.

19. IV.: 10 *Lomechusa* unter einer der Schollen, darunter ein Pärchen in Copula; unter mehreren der übrigen Schollen ebenfalls *Lomechusa*, aber keine Pärchen.

12. V.: Hochzeitsversammlung[1]: 63 *Lomechusa* unter den nahe beisammenliegenden Schollen des Hauptnestes, darunter sechs Pärchen in Copula (s. oben S. 285). Vielleicht waren noch mehr vorhanden, da ich nicht alle Löcher der Schollen genau untersuchen konnte.

[1] Witterung ziemlich kühl, regnerisch, aber völlig windstill. Kein Sonnenschein, sondern andauernd bedeckter Himmel. Trotzdem waren hier an jenem Tage so viele Käfer oben in Paarung versammelt.

16. V.: Nur 30 *Lomechusa* unter allen Schollen zusammen; keine Pärchen. Unter einer Scholle eine tote und eine halbtote *Lomechusa*; letztere wurde gerade von einer *sanguinea* umhergezerrt. (Es hatte also bereits die Mißhandlung und Austreibung der überzähligen *Lomechusa* begonnen, analog meinen Beobachtungen in künstlichen Nestern.)

19. V.: Keine einzige *Lomechusa* unter den Schollen; 31. V. dasselbe; 6. VI. dasselbe; 7. VI. dasselbe.

7. VI.: In Nest 240a (8 m vom Hauptnest entfernt) eine 8 mm lange (also wenigstens 8 Tage alte) *Lomechusa*-Larve.

8. VI., 10. VI., 12. VI., 17. VI., 21. VI., 1. VII., 4. VII., 8. VII., 10. VII., 21. VII., 28. VII., 8. VIII., 16. VIII., 18. VIII usw. weder *Lomechusa* noch deren Larven in 240 und 240a gefunden.

4. VII. die ersten frischentwickelten normalen Arbeiterinnen und Pseudogynen[1].

Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß an dem Vormittag des 12. Mai 1897, wo die Hochzeitsversammlung von mindestens 63 *Lomechusa* im Hauptnest von Kol. 240 stattfand, in den sämtlichen Nachbarkolonien des Bezirks III, die großenteils ebenfalls pseudogynenhaltig waren (wie Kol. 86, 87, 156, 157, 169, 169a), keine einzige *Lomechusa* oben unter den Nestschollen angetroffen wurde, sondern nur je ein Stück in den weiter entfernten, noch pseudogynenfreien Kolonien 254 und 118. Hierdurch wird der Massenfund in Kol. 240 an demselben Tage und bei demselben kühlen Wetter in ein noch helleres Licht gerückt: diese Kolonie diente in jenem Frühling als »Zentralkolonie« für die Paarungsansammlungen der *Lomechusa* im ganzen *sanguinea*-Bezirk III der Karte.

1898 wurde in den zu Kol. 240 gehörigen Nestern im Frühjahr keine Massenansammlung von *Lomechusa* beobachtet, sondern nur jeweil 3, 4 oder 5 Stück. Trotzdem wurde in diesem Jahr eine viel größere Zahl von *Lomechusa*-Larven (20—30 Stück) Mitte Juni in dieser Kolonie gefunden. Eine noch viel größere Zahl von *Lomechusa*-Larven (wenigstens 50—60 Stück) wurden im Juni 1898 in Kol. 156a erzogen, obwohl ich in diesem Neste im April und Mai desselben Jahres keine einzige *Lomechusa* gesehen hatte!

[1] In Kol. 240 habe ich wiederholt beobachtet, daß beim Aufheben einer Scholle auch eine Pseudogyne an dem Forttragen der Ameisenlarven sich beteiligte. Meist verhalten sie sich untätig. Ihre Zahl war in jener noch volkreichen Kolonie damals 8—10% der Gesamtbevölkerung.

Aus meinen Tagebuchnotizen geht hervor, daß im Bezirk III zwischen den Kolonien 240 (= 240a), 86 (= 86a und 87), etwa 12 m von 240 entfernt, und 156 (= 156a = 157), mindestens 50 m von 240 und 86 entfernt, ein wiederholtes Hin- und Herwandern der Lomechusen stattfand. Beispielsweise wurden in Kol. 157, wo am 19. April 1897, also vor der Massenversammlung in Kol. 240 (15. V.), 29 Lomechusen beisammen gefunden wurden, nachher weder *Lomechusa* noch deren Larven in diesem Neste 1897 angetroffen. In dem 6 m von Kol. 157 entfernten Neste der Kol. 156 wurde dagegen am 18. VIII. 1897 ein Dutzend frisch entwickelter Lomechusen ausgegraben. 1898 kam Kol. 156a (12 m von Kol. 156) an die Reihe mit der massenhaften Erziehung von *Lomechusa*-Larven, obwohl im Frühjahr keine Lomechusen daselbst getroffen worden waren (s. oben). Aus den Frühjahrszahlen der *Lomechusa* in einem Neste kann man somit noch gar keinen Schluß ziehen auf die *Lomechusa*-Zucht in der betreffenden Kolonie, wenn dieselbe nicht ganz isoliert liegt, und auch in diesem Falle ist noch kein Schluß möglich auf die zur definitiven Aufnahme gelangenden Pärchen.

4d. Allgemeine Bemerkungen zur Wanderung von Lomechusa.

Obwohl *Lomechusa strumosa* einwirtig ist, so wandert sie doch namentlich zur Paarungszeit im Frühling häufig von einem *sanguinea*-Neste zum andern. Bereits Roger berichtete 1857, daß sie an warmen Tagen oft in den Nestern aus- und einspaziere. Donisthorpe fand sie auch in Paarung vor dem Nesteingange. Ich habe im Frühling nicht selten *Lomechusa* in der Umgebung der Nester gefunden, gelegentlich sogar bei verlassenen Nestern (Kol. 36 [Bez. II], 19. V. 1896). Nach C. R. Sahlberg (Insecta fennica 1817) ist *Lomechusa* in Finnland auch im Fluge gefangen worden. Flugversuche sind bei ihr allerdings viel seltener als bei *Atemeles emarginatus* und *paradoxus*, die öfter umherfliegend gefangen wurden. Die Wanderungen von *Lomechusa* gehen auch hervor aus ihrem gelegentlichen Vorkommen bei *Formica pratensis* (Roger 1857)[1] und *F. rufa* (Fickler, Lockay, J. Sahlberg, Wasmann Nr. 83 und 131[2]), ja ausnahmsweise auch bei *F. rufibarbis* (14. V. 1897 Exaten) in Kol. *rfb*[1] (Bez. II) usw. Sie ergeben sich

[1] Vgl. die Literatur bei Wasmann, Nr. 5, S. 15ff. Separ. und Nr. 38 (Kritisch. Verzeichnis), S. 61ff.

[2] S. auf der statistischen Karte die rot und blau angestrichene *rufa*-Kolonie R[1] nahe bei der *sanguinea*-Kol. 36 im Bezirk II. 1897 wurden in R[1] ungefähr 5% Pseudogynen gefunden und mehrere *Lomechusa*.

ferner aus den oben (S. 266 ff.) mitgeteilten Infektionsversuchen mit *Lomechusa* und den Unterdrückungsversuchen der *Lomechusa*-Zucht in freier Natur. Desgleichen aus den obigen (S. 286 ff.) Beobachtungen über vorübergehende Massenversammlung von *Lomechusa* in einer Zentralkolonie und aus der wechselnden Verteilung der *Lomechusa* und ihrer Larven in den umgebenden Kolonien. Noch auffallender werden uns die Wanderungen von *Lomechusa* begegnen in den weiter unten (im 7. Kap.) zu erwähnenden Tatsachen, die mit der Infektion neuer Kolonien durch umherstreifende Lomechusen zusammenhängen. Ohne die Wanderungen von *Lomechusa* wäre überhaupt die Ausdehnung der Infektion von den pseudogynenhaltigen Zentren aus über ein ganzes *sanguinea*-Gebiet unmöglich (s. die allgemeinen Ergebnisse der Exatener Statistik, oben S. 260 ff.). Schließlich kommen auch noch die gelegentlichen Herbstwanderungen in Betracht (unten im 9. Kap.).

Wir müssen somit nach meinen Beobachtungen in freier Natur eine dreifache Wanderung von *Lomechusa* unterscheiden. Erstens die »Paarungswanderung« im April und Mai; dieselbe erfolgt meist von einer pseudogynenhaltigen Stammkolonie zur andern; sie wurde soeben hier näher behandelt. Zweitens die »Infektionswanderung« im Mai und Juni; an ihr nehmen hauptsächlich jene Lomechusen teil, die in den Stammkolonien nach der anfänglichen Paarung nicht definitiv aufgenommen und dadurch zur Auswanderung gezwungen wurden (s. unten im 7. Kap.). Drittens die »Überwinterungswanderung« im Herbste, bei welcher gelegentlich zur Überwinterung andre Nester aufgesucht werden, als jene waren, in denen die Lomechusen erzogen wurden. Letztere Wanderung, welche unten im 9. Kap. besprochen werden wird, ist jedoch von nur nebensächlicher Bedeutung im Vergleich zu den beiden vorigen. Es sei ferner schon hier bemerkt, daß zwischen der Paarungswanderung und der Infektionswanderung keine scharfe Grenze besteht. Der größere Teil der Infektionen neuer Kolonien durch *Lomechusa* erfolgt nach meinen Exatener Beobachtungen noch vor Ende Mai, der kleinere Teil Ende Mai bis Mitte Juni, der kleinste Teil endlich im Herbste; daher ist auch zwischen der Infektionswanderung und der Überwinterungswanderung abermals keine scharfe Grenze zu ziehen. Trotzdem glaube ich der Klarheit halber jene drei Wanderungsperioden unterscheiden zu müssen, von denen die zweite nur der Infektion neuer Kolonien dient, die beiden andern primär andern Zwecken.

Anhang. Über Paarungsversammlungen von *Atemeles.*

Da die *Atemeles* doppelwirtig sind und stets während der Paarungszeit im Frühling — meist in der zweiten Hälfte des April — von ihren Winterwirten *Myrmica* »*rubra*« (*scabrinodis, laevinodis, ruginodis* usw.), wo man öfters mehrere *Atemeles*-Arten in einem Neste trifft, zu ihren Larvenwirten aus der Gattung *Formica* übergehen, die für jede *Atemeles*-Art (bzw. *Atemeles*-Rasse) verschieden sind, ist die »Paarungswanderung« von *Atemeles* eigentlich selbstverständlich. Manchmal führt sie zu förmlichen »Hochzeitsversammlungen«, welche an die 63 *Lomechusa* in Kol. 240 von Exaten am 12. V. 1897 erinnern (s. oben S. 285).

Auf dem Glacis von Luxemburg-Stadt wurden in einer sehr kleinen Kolonie von *Myrmica scabrinodis* Nyl. unter einem Steine am 12. IV. 1904 von mir 13 Stück *Atemeles paradoxus* beisammen gefunden und mitgenommen, von Herrn Viktor Ferrant an demselben Tage in demselben Nest, gleichfalls oben unter dem Steine, nochmals zehn Stück. In den übrigen *Myrmica*-Nestern der Nachbarschaft waren an diesem Tage keine *At. paradoxus* mehr zu sehen; sie hatten sich also in jener kleinen Kolonie, die ihnen als »Zentralkolonie« für die Paarungsversammlung diente, zusammengefunden. Am 19. IV. waren sie auch hier verschwunden und bereits zu *F. rufibarbis* übergegangen.

Eine noch auffallendere »Hochzeitsversammlung« von *Atemeles paradoxus* beobachtete Herr V. Ferrant am 3. V. 1904 bei dem Luxemburger Städtchen Remich; unter einem Steine, der ein *rufibarbis*-Nest bedeckte, fand er über 30 *paradoxus* beisammen, meist in Paarung. Beim Umwenden des Steines versuchten viele Käfer sofort, davonzufliegen, so daß nur 15 gefangen werden konnten. In den benachbarten *rufibarbis*-Nestern war dagegen zur selben Zeit kein *Atemeles* zu sehen.

Auch *Atemeles emarginatus* zieht sich zur Paarungszeit gerne in bestimmten Kolonien vorübergehend zusammen. Auf dem Abhang von Schötter-Marial bei Luxemburg-Stadt traf ich am 2. IV. 1904 keinen einzigen *At. emarginatus* mehr in den dortigen Kolonien von *Myrmica laevinodis*, wo sie vorher nicht selten gewesen waren. Dafür saßen 20 Stück beisammen ganz oben in einem Neste von *M. scabrinodis.* Derselbe Stein bedeckte auch eine starke *fusca*-Kolonie, so daß hier den Käfern der spätere Übergang zu ihren Larvenwirten sehr erleichtert war.

Diese zu vorübergehenden Paarungsversammlungen dienenden

»Zentralkolonien« der beiden genannten kleineren *Atemeles*-Arten dürfen nicht verwechselt werden mit den von mir in Nr. **173**, S. 99—100 bereits erwähnten Zentralkolonien der größeren *Atemeles* (*pubicollis*, *truncicoloides*, *pratensoides*). Diese *Atemeles* wählen nämlich zum dauernden Aufenthalt, einschließlich der Brutpflege, gewöhnlich nur eine unter vielen Kolonien der betreffenden Wirtsameise in dem betreffenden Jahre. Natürlich trifft man sie dort dann auch zur Paarungszeit zahlreich an. Aber es handelt sich hier nicht um vorübergehende Hochzeitsversammlungen, sondern um dauernde Besiedelung der betreffenden Wirtskolonie durch die entsprechende *Atemeles*-Art für die ganze Aufenthaltszeit, wo die *Atemeles* in den Nestern ihrer *Formica*-Wirte wohnen und ihre Larven erziehen lassen. *At. emarginatus* und *paradoxus* hingegen zerstreuen sich gleich *Lomechusa strumosa* nach den Paarungsversammlungen wieder in andre Kolonien ihrer betreffenden Wirtsameise.

5. Die Zahlen der Lomechusalarven in den Sanguineakolonien in freier Natur. Successive Larvenserien in einer Kolonie.

Hierzu Tafel X.

Mit Ende Mai oder spätestens Anfang Juni ist die oberirdische Paarungszeit von *Lomechusa* zu Ende; hiermit endet auch die oberirdische Aufenthaltszeit der alten Käfer in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien. Sobald die ersten *Lomechusa*-Larven in denselben erscheinen, verschwinden hier die alten Käfer von der Bildfläche, d. h. aus den oberen Nestteilen, wo die Ameisen mit ihren Larven sich gewöhnlich versammeln; sie sind dann hier nur noch selten und vereinzelt zu treffen, auch wenn sie kurz vorher noch in Menge sichtbar waren. So hatte ich in Kol. 87a (Bez. III) 1896 am 27. V. zahlreiche Käfer — wenigstens 15 beisammen — oben unter den Nestschollen getroffen; von Anfang Juni an, wo in diesem Neste die *Lomechusa*-Larven erschienen, nur noch einmal (am 11. VI.) einen einzigen. Der späteste Fund einer alten *Lomechusa* oben unter den Schollen war unter den pseudogynenhaltigen Kolonien am 17. Juni 1898 in Kol. 306[1] (Bez. VI). In den nicht *Lomechusa* züchtenden Kolonien kommen noch spätere Funde vor; siehe unter »Infektionswanderungen« (Kap. 7).

Das nämliche, was für das Verschwinden der alten Käfer aus den oberen Nestteilen der *Lomechusa*-züchtenden *sanguinea*-Kolonien am

[1] In dieser Kolonie habe ich jedoch im Juni 1898 aktuell keine *Lomechusa*-Larven gefunden; vielleicht erklärt sich hieraus der späte Fund einer oberirdischen *Lomechusa*.

Beginne der Larvenperiode gesagt wurde, gilt auch für die *Atemeles* bei ihren *Formica*, z. B. für *Atemeles emarginatus* in jenen *fusca*-Kolonien und für *Atemeles paradoxus* in jenen *rufibarbis*-Kolonien, welche die Larven dieser beiden Käfer erziehen. Bevor wir zu erforschen suchen, wo die alten Käfer bleiben, lasse ich hier einen Überblick über die *Lomechusa*-Larvenfunde aus der Exatener Statistik folgen. Aus diesen Daten wird sich bereits die eine Hälfte der Antwort auf die Frage ergeben, wo die alten Käfer um diese Jahreszeit (Juni und Juli) verweilen.

Bereits aus den allgemeinen Ergebnissen der Statistik (s. oben S. 260ff. u. 263ff.) ging klar hervor, daß die pseudogynenhaltigen Kolonien fast immer *Lomechusa*-Zucht treiben (aktuell damals über 40 unter 52 Kolonien), während es in nicht pseudogynenhaltigen, aber bereits *Lomechusa*-haltigen Kolonien nur selten zur Brutpflege des Käfers kommt (aktuell damals nur in 7 unter 79 Kolonien beobachtet). Demnach ist auch zu erwarten, daß in den pseudogynenhaltigen Kolonien meist auch größere Zahlen von *Lomechusa*-Larven sich finden werden als in den pseudogynenfreien.

Gewöhnlich ist die Zahl der in einer Kolonie in einem Jahre von mir beobachteten *Lomechusa*-Larven nur eine geringe, unter einem Dutzend, oft sogar noch weniger. Einige höhere Zahlen lasse ich hier folgen.

5a. In pseudogynenhaltigen Kolonien.

Kol. 3 (Bez. II). — 11. VI. 1895: ziemlich viele halberwachsene Ll[1] (vielleicht ein bis zwei Dutzend); sieben davon mitgenommen. 18. VI. 1895: mehrere erwachsene Ll, darunter einige, die aus den Puppengehäusen wiederum herausgezogen worden waren; eine davon war sicher schon tot[2], wurde aber immer noch umhergetragen, obwohl sie bereits geschrumpft und etwas bräunlich war.

---

[1] Ll = *Lomechusa*-Larven.

[2] Diese Notiz erwähne ich deshalb, weil ich in künstlichen Beobachtungsnestern schon seit 1889 (Nr. **11**, S. 95) oftmals konstatierte, daß in den nicht pseudogynenhaltigen Kolonien eben hierdurch die meisten *Lomechusa*-Larven zugrunde gehen (s. oben S. 281). In freier Natur habe ich nur in Kol. 3 etwas derartiges beobachtet, in keiner andern pseudogynenhaltigen Kolonie. Kol. 3 hatte erst 1894 einige wenige Pseudogynen gehabt, 1895 sah ich im Frühling keine, anfang Juli waren wieder einige wenige (drei Stück) frischentwickelte Pseudogynen da. Die Kolonie stand somit damals erst am Anfang der Pseudogynenerziehung.

Kol. 4 (Bez. II). — 7. VI. 1896: 3 Ll, eine noch klein, zwei halberwachsene (6—7 mm); diese mitgenommen. 11. VI. 1896: in beiden Nestern dieser Kolonie erwachsene Ll in Menge (je 20—30 Stück); 8 davon mitgenommen. Gleichzeitig noch eine alte *Lomechusa* in einem der Nester[1]; 10. VII. 1896: 1 Ll, noch nicht erwachsen. — 8. VI. 1897: mehrere halberwachsene Ll. 22. VI. 1897: eine erwachsene Ll. — In dieser Kolonie sind also 1896 und 1897 wenigstens zwei Serien Ll nacheinander erzogen worden (s. Anm. 3).

Kol. 156a (Bez. III). — 6. VI. 1898: Ll in Menge, wenigstens 50—60 Stück, meist 5—8 mm lang, also halberwachsen, aber auch manche ganz kleine. Unter den *sanguinea* wenigstens 30% Pseudogynen. Über 30 Ll mitgenommen. — 16. VI. 1898: wiederum 25—30 Stück Ll, ungefähr 10 mm lang, also noch nicht ganz erwachsen[2]. Diese Larven sind zu denjenigen vom 6. VI. zu addieren[3], also zusammen gegen 100, aus mindestens zwei successiven Serien.

Kol. 180 (Bez. IV). — 27. V. 1896: 3 halberwachsene Ll (etwa 6 mm). — 8. VI. 1896: wiederum eine Anzahl Ll (4 davon mitgenommen), teils noch klein, teils halberwachsen. — 22. VI. 1896: wieder ein halbes Dutzend Ll, teils noch klein, teils halberwachsen (also in dieser Kolonie drei successive Serien).

Kol. 240 (Bez. III). — 16. VI. 1898: wenigstens 20 Stück Ll, einige darunter 4—5 mm, die meisten 8—10 mm, andre schon erwachsen (11—12 mm). — 22. VI. 1898: 8 Stück, darunter 6 von 10 mm und 2 von 5—6 mm. — 15. VI. 1900: 30—40 Stück, 7—11 mm lang, wahrscheinlich 8—12 Tage alt. Gleichzeitig zwei alte *Lomechusa*-Weibchen in demselben Neste, eines oben unter einer der Schollen 13. VI., das zweite aus der Tiefe des Nestes ausgegraben am 15. VI. (s. oben S. 278).

Kol. 277 (Bez. V). (Etwa 30% Pseudogynen.) — 1. VI. 1898: Zwei alte *Lomechusa* in einem der beiden Nester unter den Schollen (also oben). Im andern Nest wenigstens 20 Stück Ll,

[1] Leider habe ich nicht notiert, ob dieselbe oberirdisch oder unterirdisch gefunden wurde, da ich damals die Bedeutung dieses Umstandes noch nicht kannte. Auch bei den folgenden Larvenfunden werde ich es stets angeben, wenn gleichzeitig noch alte *Lomechusa* im Neste angetroffen wurden.

[2] Die erwachsene Larve ist 11—12 mm lang bei ausgestrecktem Körper.

[3] Da nach meinen zahlreichen Beobachtungen in künstlichen Nestern die *Lomechusa*-Larven in 10 bis höchstens 14 Tagen auswachsen von 1—11 mm, muß es sich hier bereits um eine zweite Larvenserie in demselben Neste gehandelt haben. Vgl. auch die Angaben bei Kol. 180, 240, 277 und 274.

die kleinsten 1—2 mm, die größten 4—5 mm; nur eine bereits 6 mm (also aus zwei Serien von Eiablagen in einem Intervall von etwa 5 Tagen stammend). — 2. VI. 1898: wiederum zahlreiche Ll verschiedener Größe. — 18. VI. 1898: in einem der beiden Nester eine erwachsene Ll, im andern eine große Anzahl junger, 1—3 mm langer, wenigstens 30—40 Stück (viele der letzteren wurden mitgenommen samt den Eierklumpen, auf denen sie klebten, um nach *Lomechusa*-Eiern zu suchen). — 27. VI. 1898: im einen der Nester eine 7—8 mm lange Ll, sowie eine kleine, 3 mm lange, die noch auf Eierklumpen klebte[1] (letztere mitgenommen). — 8. VII. 1898: in einem Nest 8 erwachsene Ll und eine kleine, 3 mm lange. — 14. VII. 1898: die ersten fünf frischentwickelten *Lomechusa* (an der helleren Färbung kenntlich) unter den Schollen eines der Nester. Keine Ll mehr. — In dieser Kolonie wurden also vom 1. VI. bis 8. VII. 1898 70—80 *Lomechusa*-Larven aus nachweisbar fünf aufeinanderfolgenden Serien gefunden.

5b. In pseudogynenfreien Kolonien.

Kol. 274 (Bez. V). — Diese Kolonie steht unter den sieben noch pseudogynenfreien, aber bereits *Lomechusa*-züchtenden Kolonien durch die große Zahl der Ll ganz einzig da. Im April 1898 waren wiederholt mehrere *Lomechusa* unter den Schollen gesehen worden, am 15. Mai 20 zugleich (P. H. Schmitz!).

1. VI. 1898: noch einige alte *Lomechusa* sichtbar unter den Schollen (ob unter denselben Schollen wie die Ll, habe ich nicht notiert), ferner Eierklumpen mit 1 mm großen Ll und Klumpen von 1,5—3 mm langen Ll (zugleich mit jungen Arbeiterlarven). — 18. VI. 1898: das Nest war unterdessen gestört worden. Unter den noch liegenden Schollen im ganzen nur 2 Ll, beide erwachsen. — 27. VI. 1898: in dem neu angelegten Neste (3 m vom alten) 5 Ll unter den Schollen, darunter 2 erwachsene (11 mm), 2 erst 7—9 mm, eine erst 4,5 mm. — 8. VII. 1898: 3 erwachsene Ll. — 14. VII. 1898: 3 erst 4 mm lange Ll; später keine mehr. — In diesem Jahre waren also hier nur etwa 2 Dutzend Ll beobachtet worden, von wenigstens vier aufeinanderfolgenden Serien.

---

[1] Der spärliche Fund dieses Tages ist wohl daraus zu erklären, daß die Ameisen, durch die oftmalige Plünderung beunruhigt, die Larven und Eierklumpen diesmal besser versteckt hatten. Die Untersuchung geschah nur durch Aufheben der Nestschollen.

1900: Bei dem Besuche des Exatener *sanguinea*-Gebietes Mitte Juni (s. oben S. 277) wurde Kol. 274 am 16. Juni wieder untersucht und zum großen Teile ausgegraben. Befund:

Über 100 Ll verschiedener Größenstufen, meist 6—11 mm lang, nur ein altes *Lomechusa*-Weibchen, in der Tiefe des Nestes. (Nach der Zahl der Ll war wahrscheinlich noch ein zweites vorhanden, das nicht gefunden wurde.) Die Kolonie war immer noch stark (mehrere Tausend *sanguinea*; *rufibarbis* als Sklaven). Außer den Arbeiterinnen, die meist mittelgroß waren, wurden in dieser Kolonie immer noch einige Männchen erzogen (s. auch Kol. 240, oben S. 278). Unter den alten Arbeiterinnen waren noch keine Pseudogynen. Da die neue Arbeitergeneration erst im Juli und August erscheint, konnte ich leider nicht feststellen, ob nicht endlich in diesem Jahre nach der massenhaften *Lomechusa*-Zucht des Juni Pseudogynen auftreten würden. Jedenfalls hatte diese Kolonie wenigstens seit 1898 zahlreiche Ll aufgezogen, ohne daß es bisher zur Pseudogynenbildung kam. Wahrscheinlich war diese Kolonie eine noch relativ junge, lebenskräftige Kolonie, die in dem Pseudogynenbezirk V erst vor wenigen Jahren neu gegründet worden war. Dafür spricht auch der Umstand, daß in dem einzigen (3 m breiten) Neste, das sie innehatte, keine einzige alte magere Königin beim Aufgraben gefunden wurde; es war also sicher keine alte Rekonzentrationskolonie (s. oben S. 275 bis 278). Ihre rasch steigende *Lomechusa*-Zucht ist wohl daraus zu erklären, daß sie nahe bei mehreren stark pseudogynenhaltigen Infektionszentren lag (Kol. 273, 277 usw.; s. die Karte, Bezirk V). Geflügelte Weibchen wurden schon 1898 in ihr nicht mehr erzogen.

5c. Um einen Vergleich zu ermöglichen zwischen der relativen Häufigkeit der *Lomechusa*-Zucht in den pseudogynenhaltigen und den pseudogynenfreien Kolonien, will ich hier die Tabelle der sämtlichen Larvenfunde von Juni und Juli 1898 wiedergeben, die ich damals zusammenstellte[1]. Die pseudogynenhaltigen Kolonien sind mit + gekennzeichnet.

1. VI. + Kol. 277 (Bez. V): etwa 20 in Stadien von 1—5 mm (s. die vorige Tabelle unter Kol. 277).
Kol. 274 (Bez. V): etwa 20 in Stadien von 1—3 mm (s. die vorige Tabelle bei Kol. 274).

[1] Maifunde habe ich aus diesem Jahre keine; die Larvenperiode begann 1898 allgemein etwas später als gewöhnlich wegen der kühlen Witterung.

2. VI. + Kol. 277: Zahlreich, wie 1. VI.
3. VI. + Kol. 231 (Bez. IV): 1 (4 mm).
6. VI. + Kol. 305a (Bez. III): 1 (5 mm).
+ Kol. 156a (Bez. III): etwa 60 (4—9 mm).
+ Kol. 1 (Bez. III): 4 (7—8 mm).
7. VI. + Kol. 237 (Bez. II): 1 (5 mm).
9. VI. + Kol. 191a (Bez. IV): 2 (8 mm).
+ Kol. 305 (Bez. III): 2 (6—8 mm).
(Hierauf war ich 8 Tage verreist.)
16. VI. + Kol. 156a (Bez. III): etwa 30 (10 mm).
+ Kol. 240 (Bez. III): etwa 20 (meist 8—10 mm, einige 4—5 mm, einige 11—12 mm).
17. VI. + Kol. 95 (Bez. VII): 6 (7—9 mm).
18. VI. + Kol. 273 (Bez. V): Über ein Dutzend (meist 9—10 mm, einige 11—12 mm).
+ Kol. 273a: 6 (8—10 mm).
Kol. 274 (Bez. V): 2 (10 mm).
+ Kol. 277 (Bez. V): Nest a: 1 (11 mm); Nest b: 30 bis 40 (1—3 mm).
22. VI. + Kol. 240 (Bez. III): 8 (6 von 10 mm, 2 von 5—6 mm).
24. VI. + Kol. 229 (Bez. IV): 1 (11 mm).
+ Kol. 231 (Bez. IV): 6 (3 von 11 mm, 2 von 7 mm, 1 von 5 mm).
+ Kol. 191 (Bez. IV): 1 (11 mm).
27. VI. Kol. 274 (Bez. V): 5 (4,5—11 mm).
+ Kol. 277 (Bez. V): 2 (3 mm, 8 mm).
8. VII. + Kol. 277: 9 (8 von 11 mm, 1 von 3 mm).
Kol. 274: 3 (11 mm).
14. VII. + Kol. 277: (5 frischentwickelte *Lomechusa*) keine Ll mehr.
Kol. 274: 3 (4 mm).

Sämtliche Kolonien, in denen im Juni und Juli 1898 *Lomechusa*-Larven gefunden wurden, waren also p s e u d o g y n e n h a l t i g e Kolonien, mit einziger Ausnahme von Kol. 274. Am zahlreichsten waren sie damals in den pseudogynenhaltigen Kolonien 156a (etwa 90) und 277 (etwa 80), dann folgte die pseudogynenfreie Kol. 274 (über 30), dann die pseudogynenhaltige Kol. 240 (etwa 30), dann die übrigen pseudogynenhaltigen Kolonien.

Es sei noch bemerkt, daß in den andren Jahren der Statistik das

Verhältnis der Larvenzahlen von *Lomechusa* in den pseudogynenhaltigen und den pseudogynenfreien Kolonien ein für letztere weit ungünstigeres war, indem in den übrigen sechs noch pseudogynenfreien, aber bereits *Lomechusa*-züchtenden Kolonien als Höchstzahl nur ein halbes Dutzend Ll gefunden wurden, nämlich in Kol. 119 (Bez. IV) 6. VII. 1897, in welcher am 26. IV. 1897 unter fünf *Lomechusa* ein Pärchen in Copula gesehen worden war. In den übrigen fünf Kolonien (Kol. 17 [Bez. II], 34 [Bez. II], 66—67 [Bez. III], 257 [Bez. VI], 293 [Bez. V]) wurden überhaupt nur vereinzelte Ll angetroffen. Es ist jedoch keineswegs ausgeschlossen, daß in einigen derselben mehr Ll erzogen wurden, die nur der Beobachtung entgingen; namentlich gilt dies für Kol. 34, in welcher 1895—1896 wiederholt im März und April *Lomechusa* gefunden worden waren, einigemal sogar mehrere zugleich (3 bzw. 5), am 12. VI. 1895 eine Ll, und in welcher am 10. VI. 1896 die letzte der überhaupt beobachteten oberirdischen Paarungen (ein Pärchen unter den Nestschollen) gesehen wurde[1]. Ja, es ist auch wahrscheinlich, daß in einigen der 72 Kolonien, in denen zwar gelegentlich *Lomechusa*, aber keine Larven derselben tatsächlich gefunden wurden, trotzdem Ll zur Entwicklung kamen; so z. B. in Kol. 53 (Bez. III), in welcher am 20. V. 1895 zehn *Lomechusa* beisammen getroffen wurden (s. oben S. 285) und auch im April und Mai 1896 wiederum mehrere alte *Lomechusa* vorhanden waren. Trotzdem erlauben diese negativen Befunde den allgemeinen Schluß, daß es in den noch pseudogynenfreien Kolonien nur relativ selten zur Larvenerziehung von *Lomechusa* kommt, auch wenn die Kolonien im Frühling alte *Lomechusa* enthalten hatten. Dies stimmt auch überein mit den negativen Resultaten der künstlichen Infektion von *sanguinea*-Kolonien in freier Natur (s. oben S. 266ff.).

6. Schlußfolgerungen aus den Larvenfunden. Zahl der Elternpärchen derselben.

Die Schlußfolgerungen aus den vorhergehenden statistischen Befunden sind teils unmittelbare, teils mittelbare.

a) Die Larvenperiode von *Lomechusa* dauert in den *sanguinea*-Kolonien von der zweiten Hälfte des Mai bis in die erste Hälfte des Juli. Es ist also dieselbe Zeit, in der sonst bei *sanguinea* die Larven der Fortpflanzungsgeschlechter erzogen werden, an deren Stelle die

[1] Ob dieses Pärchen ein einheimisches war, bleibt jedoch auch abgesehen von den Infektionswanderungen zweifelhaft, weil ich am 9. IV. 1896 aus einer fremden Kolonie (156—157) vier *Lomechusa* hineingesetzt hatte.

Lomechusa-Erziehung tritt. Der eigentliche Larvenmonat ist der Juni, wo man die Larven am öftesten und am zahlreichsten findet. Der früheste Larvenfund ist vom 20. Mai 1895 (in der pseudogynenhaltigen Kol. 56 [Bez. II]: eine halberwachsene Larve); hier begann also damals die *Lomechusa*-Zucht schon Mitte Mai; der späteste Larvenfund in derselben Kolonie in jenem Jahre ist vom 5. Juli (eine halberwachsene Larve, die zum vollendeten Wachstum noch etwa 6 Tage brauchte); hier erstreckte sich also damals die *Lomechusa*-Zucht auf einen Zeitraum von 2 Monaten (Mitte Mai bis Mitte Juli). Gewöhnlich fallen jedoch die frühesten Larvenfunde in die letzten Tage des Mai und die spätesten in die ersten Tage des Juli, so daß die Larvenperiode in einer Kolonie meist etwas über einen Monat währt. Ein Beispiel einer etwa 5-wöchentlichen Larvenperiode bietet Kol. 277 (Bez. V) im Jahre 1898: 1. VI. bis 8. VII. (s. oben S. 293); ein Beispiel einer etwa 6-wöchentlichen Larvenperiode bietet Kol. 274 (Bez. V) in demselben Jahre: 1. VI. bis 14. VII. (s. oben S. 294).

b) Die Wachstumsdauer der einzelnen *Lomechusa*-Larven (von 1—11 mm) ist nach meinen zahlreichen Beobachtungen in künstlichen Nestern 10—14 Tage, etwas kürzer oder länger je nach der Güte ihrer Pflege durch die Ameisen und je nach den Temperaturverhältnissen. In freier Natur sind diese Faktoren selbstverständlich auch maßgebend. Namentlich die Witterungsverhältnisse des Mai und Juni sind von Einfluß auf das frühere (z. B. 1895 und 1896) oder spätere (z. B. 1898) Erscheinen der ersten Larven und auf die etwas langsamere oder raschere Entwicklung derselben; aber auch die Pflegeverhältnisse in der betreffenden Kolonie sind von Bedeutung; besonders günstig waren sie z. B. in den Kolonien 277 und 274 im Jahre 1898 (s. die Tabelle oben S. 293ff.).

c) Aus dem Verhältnis der Wachstumsdauer der einzelnen Larve zur Länge der Larvenperiode in einer Kolonie ergibt sich von selber die Aufeinanderfolge verschiedener Larvenserien in jener Kolonie.

d) Tatsächlich folgten in jenen Kolonien, welche zahlreiche *Lomechusa*-Larven erzogen, auch stets mehrere Larvenserien nacheinander. Siehe in den obigen Tabellen (S. 293ff.) besonders Kol. 156a, 180, 240, 274, 277. Die Zahl der aufeinanderfolgenden Larvenserien in einer Kolonie kann mindestens vier (Kol. 274) oder sogar fünf betragen (Kol. 277). Obwohl 1898 in letzterer Kolonie die Larvenperiode etwas früher schloß als in ersterer, so war doch in der pseudogynenhaltigen Kol. 277 die Zahl der Serien um eine höher als in der

pseudogynenfreien Kol. 274. Transgredierende Serien von Larven verschiedenen Alters beisammen sind eine häufige Erscheinung (s. besonders Kol. 240, 274, 277), wenn mehrere Serien aufeinanderfolgen; das Auftreten neuer junger Larven zeigt sich also in verschiedenen Intervallen, die nicht der Entwicklungsdauer einer Larve entsprechen, sondern bald kürzer, bald länger sind als letztere.

e) Die successiven Larvenserien in einer Kolonie entsprechen offenbar den successiven Serien der Brutablagen[1] der alten *Lomechusa*-Weibchen in der betreffenden Kolonie. Es findet also eine wiederholte Brutablage dieser Käfer in einer Kolonie häufig statt. Da die jüngsten, kaum 1 mm langen, noch völlig unbeweglichen Larven von *Lomechusa* bei den Funden in freier Natur (s. Kol. 277 und 274, ebenso auch in allen übrigen Fällen) stets auf den Eierklumpen der Ameisen klebend getroffen wurden[2], so erfolgt die Brutablage von *Lomechusa* entweder direkt auf die Eierklumpen der Ameisen, oder die *Lomechusa*-Brut wird bei der Geburt von den Arbeiterinnen in Empfang genommen (wie bei der Brutablage der Königin) und auf die Ameiseneier (bzw. auf die Klümpchen von Eiern und jungen Larven) geklebt.

f) Da niemals in freier Natur Eier von *Lomechusa* gefunden werden, die von den Ameiseneiern sich unterscheiden ließen (s. hierüber unter B, Kap. 2); da ferner sämtliche vermeintlichen *Lomechusa*-Eier, die in Beobachtungsnestern erschienen, nicht als solche, sondern als Ameiseneier sich erwiesen (s. unter B, Kap. 4, b); da endlich bei mehreren Zuchten in künstlichen Nestern die jungen *Lomechusa*-Larven unmittelbar, ohne vorherigen freien Eistand, auftraten[2] (s. unter B, Kap. 4, a): so müssen die Eltern der successiven Larvenserien von *Lomechusa* noch während der Larvenperiode in den Nestern sein und während derselben sich noch öfters paaren.

g) Tatsächlich wurden alte *Lomechusa*, aber stets nur in geringer Zahl, in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien vom Beginn der Larven-

---

[1] Weshalb ich hier »Brutablagen«, nicht »Eiablagen« sage, wird weiter unten klar werden (unter B, Kap. 2, 4 und 6).

[2] In einem meiner künstlichen Beobachtungsnester von *sanguinea* wurden 1896 etwa 150 *Lomechusa*-Larven aufgezogen. Nachdem die ersten Serien derselben alle Ameiseneier im Neste aufgefressen hatten, erschienen immer noch Klümpchen junger *Lomechusa*-Larven, die von den Ameisen umhergetragen wurden. (Näheres darüber später unter B, Kap. 4, a.) S. auch Nr. 70, S. 277. Oben sprach ich nur von den Funden in freier Natur.

periode Ende Mai bis Mitte Juni noch gefunden. Am Beginn der Larvenperiode waren sie manchmal noch in den oberen Nestteilen zu treffen, später gewöhnlich nur noch in den tiefsten Brutkammern (s. oben S. 293ff. Kol. 4, 240, 277, 274). Daß sie auch hier noch ihre Paarungen wiederholen, geht aus meinen Beobachtungen in künstlichen Nestern hervor, wo von einzelnen, durch die Ameisen besonders gut gepflegten Pärchen die Copula bis Ende Juni in Intervallen von 4—6 Tagen fortgesetzt wurde (s. schon Nr. 5, S. 61 Sep. und in späteren Arbeiten).

Die letzten, ungewöhnlich späten oberirdischen Paarungen habe ich in freier Natur unter den Nestschollen der pseudogynenhaltigen Kol. 240 (Bez. III) am 6. VI. 1898 und unter den Nestschollen der pseudogynenfreien Kol. 34 (Bez. II) am 10. VI. 1896 beobachtet, in beiden Fällen nur ein Pärchen. *Lomechusa*-Larven wurden in Kol. 240 erst am 16. VI. 1898 gefunden, etwa 20 Stück, die meisten schon fast erwachsen (s. oben S. 293 unter Kol. 240). In Kol. 34 wurden Ll überhaupt nicht gefunden.

Mit dem Erscheinen der ersten Larven beginnt dann die unterirdische Aufenthaltszeit der Elternpärchen in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien. Bei den Ausgrabungen der Nester von Kol. 240 und 274 wurden Mitte Juni 1900 nur noch eine bzw. zwei alte *Lomechusa*-Weibchen gefunden, keine Männchen mehr. Die unterirdischen Paarungen hatten also hier um diese Zeit schon aufgehört und die Männchen waren wahrscheinlich gestorben.

h) Da die Zahl der Eier in den reifen Ovarien eines *Lomechusa*-Weibchens etwa 80 beträgt (s. die Untersuchungen unter B, Kap. 1), genügt die Annahme eines Elternpärchens für weitaus die meisten *Lomechusa*-Larvenbefunde in freier Natur; für die höchsten beobachteten Zahlen (Kol. 156a, 277, 274) genügt die Annahme zweier Pärchen, bzw. zweier befruchteter Weibchen.

i) Durch diese Befunde in freier Natur wird somit die von mir auf Grund von Beobachtungen in künstlichen Nestern ausgesprochene Ansicht, daß bestimmte, und zwar nur wenige *Lomechusa*-Pärchen von den Wirtsameisen zur Fortpflanzung »ausgelesen« werden, zweifellos bestätigt.

k) Trotz der Succession mehrerer Larvenserien in einem Neste während $1^1/_2$—2 Monaten ist trotzdem nur eine Generation von *Lomechusa strumosa* in jedem Jahre anzunehmen, nicht deren mehrere. Die Belege hierfür werden bei den Befunden über die frischentwickelten Lomechusen sich ergeben (Kap. 8, S. 307).

Parallele mit *Atemeles*.

Auch bei sämtlichen einheimischen *Atemeles* habe ich beobachtet, daß mit dem Auftreten der Larven in einem Neste (in freier Natur) die alten Käfer aus den oberen Nestteilen verschwinden. Bei den kleineren *Atemeles* (*emarginatus* und *paradoxus*) bleiben dann — wie bei *Lomechusa* — nur ein oder höchstens zwei Elternpärchen im Neste zurück, die unterirdisch ihre Paarung und Brutablage noch mehrere Wochen lang fortsetzen. Bei den größeren *Atemeles* (*pubicollis*, *truncicoloides*, *pratensoides*), welche gewöhnlich in einer Gegend in einem Jahre nur eine Zentralkolonie ihres Larvenwirtes bewohnen (s. oben S. 291), ist eine größere Zahl von Elternpärchen eher anzunehmen. Was die Dauer der Larvenperiode betrifft, beträgt dieselbe für *At. paradoxus* und *emarginatus* häufig 2½ Monate, seltener 3 Monate (Anfang Mai bis Mitte Juli oder Mitte Mai bis Mitte August)[1] mit einer Succession mehrerer Larvenserien in einem Neste. Die Entwicklung verläuft ein wenig langsamer als bei *Lomechusa*. Für die größeren *Atemeles* scheint die Larvenperiode manchmal ebenfalls über 2 Monate zu dauern. Larven von *pubicollis* fand ich noch Ende Juli und Anfang August (Holländisch-Limburg und Vorarlberg), Larven von *truncicoloides* (bei Lippspringe in Westfalen 1909) von Mitte Juli bis Mitte August in Menge, wobei der Beginn der Larvenperiode in dem betreffenden Neste spätestens schon auf Ende Mai oder Anfang Juni anzusetzen war (s. auch unten S. 309 und C, Kap. 7).

7. Infektionswanderungen von Lomechusa.

Da von Ende Mai oder Anfang Juni an in den pseudogynenhaltigen und überhaupt in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien die alten Käfer nur noch in geringer Zahl getroffen werden, ergibt sich von selber die Frage: wo bleiben die übrigen? Hierüber geben die *Lomechusa*-Funde in den noch pseudogynenfreien Kolonien einigen Aufschluß.

In weitaus den meisten dieser Kolonien — in 72 unter 79 — wurden überhaupt nur *Lomechusa* gefunden, und zwar in der großen Mehrzahl der Fälle (in etwa 70% der Funde) nur vereinzelte Exemplare; bloß in sieben jener Kolonien wurden auch bereits *Lomechusa*-Larven angetroffen (s. oben S. 264, 292, 297). Von einer der letzteren Kolonien

[1] Der späteste Larvenfund von *At. paradoxus* ist vom 11. August 1900 auf dem Glacis von Luxemburg; in einer *rufibarbis*-Kolonie noch vier erwachsene und eine halberwachsene Larve.

(Kol. 274 [Bez. V]), die bereits bei ihrer Entdeckung auf dem Höhepunkt der *Lomechusa*-Zucht stand und bezüglich der Frühjahrszahlen der Käfer wie bezüglich der Larvenzahlen einer stark infizierten pseudogynenhaltigen Kolonie entsprach (s. oben S. 294), müssen wir hier offenbar absehen. Unter den übrigen sechs waren zwei Kolonien (Kol. 119 [Bez. IV] und 34[1] [Bez. II]), deren Befunde dafür sprechen, daß sie ebenfalls schon seit mehreren Jahren, wenngleich in geringerem Grade, infiziert waren. In einer Kolonie (Kol. 66—67 [Bez. III]) wurden 1896 mehrmals die Käfer gefunden, aber erst 1897 zweimal eine Larve. Bei den drei übrigen (Kol. 17 [Bez. II], 257 [Bez. VI] und 293 [Bez. V]) schien es sich um Kolonien zu handeln, die erst in dem betreffenden Jahre infiziert worden waren. Es ist übrigens selbstverständlich, daß *sanguinea*-Kolonien, die in Pseudogynenbezirken liegen, mehrere Jahre nacheinander stets wieder neu infiziert werden können, wenn es bei den ersten Infektionen noch nicht bis zur Larvenerziehung der Käfer in den betreffenden Nestern gekommen ist.

Für die Frage der Infektionswanderungen kommen somit hauptsächlich die *Lomechusa*-Funde in jenen Kolonien in Betracht, in denen zwar bereits die Käfer (L), aber noch keine Larven (Ll) oder erst ganz vereinzelte Ll angetroffen wurden. In vielen Fällen ließ sich auch mit großer Wahrscheinlichkeit feststellen, von welchen pseudogynenhaltigen Nachbarkolonien aus die Infektion stattgefunden hatte; so z. B. im Bezirk III für Kol. 66—67 von Kol. 86 oder 240 aus; im Bezirk IV für Kol. 181, 183 und 222 von Kol. 180 und 182 aus; im Bezirk V für Kol. 281 und 293 von Kol. 273 und 277 aus, usw.

Bezüglich der Jahreszeit fallen die meisten *Lomechusa*-Funde in den ebenerwähnten 72 bzw. 76 Kolonien in die Zeit von Ende April bis zur letzten Woche des Mai, nämlich 58 (rund 60) Funde. 30 Funde dagegen fallen in die Zeit von den letzten Tagen des Mai bis Mitte Juni, einer Mitte Juli und einer Mitte September. Hieraus folgt, daß auf die »Infektionswanderung« im engeren Sinne nur $^1/_3$ sämtlicher Infektionen entfällt, beinahe $^2/_3$ dagegen bereits auf die »Paarungswanderung«. Immerhin ist die Tatsache, daß $^1/_3$ sämtlicher *Lomechusa*-Funde in den erwähnten Kolonien auf jene Jahreszeit trifft, wo in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien gewöhnlich keine Käfer mehr oben im Neste uns begegnen, bedeutungsvoll genug. Sie zeigt uns den Weg, den die »abgetriebenen« *Lomechusa* nehmen, die

[1] In Kol. 34 wurde 1896 schon am 17. März eine *Lomechusa* unter den Schollen gefunden. Hier hatten also die Käfer bereits überwintert.

in den pseudogynenhaltigen Stammkolonien nicht zur definitiven Aufnahme und zur Brutpflege gelangen. Ebenso bedeutungsvoll ist auch der Umstand, daß die $^2/_3$ der übrigen *Lomechusa*-Funde (fast 60) in den nicht *Lomechusa*-züchtenden Kolonien, welche vor der Periode der eigentlichen »Infektionswanderung« liegen, nicht etwa auf den Zeitraum von Ende März bis Ende Mai sich verteilen, wie es in den pseudogynenhaltigen Kolonien der Fall ist, sondern mit nur zwei Ausnahmen erst Ende April beginnen und bis Ende Mai sich mehren. Hierdurch wird offenbar angedeutet, daß auch in diesen Fällen die Infektion durch Wanderungen von *Lomechusa* erfolgte, die in den pseudogynenhaltigen Kolonien sich schon gepaart hatten. Die eigentliche »Infektionswanderung«, welche auf die oberirdische Paarungsperiode in den pseudogynenhaltigen Kolonien folgt, ist somit nur eine Fortsetzung des bereits während jener Paarungsperiode begonnenen Prozesses der »Abspaltung« von Lomechusen aus den pseudogynenhaltigen Stammkolonien.

Die zwei Ausnahmefälle, in denen *Lomechusa* in nicht *Lomechusa*-züchtenden Kolonien vor dem Beginn der Paarungswanderung gefunden wurden, beziehen sich auf Kol. 109 im Süden des Bezirks II (21. III. 1898: 1 L) und Kol. 343 im Bezirk VIII (2. IV. 1898: 4 L). In diesen beiden Kolonien hatten die Käfer augenscheinlich bereits überwintert und waren wahrscheinlich auf einer Herbstwanderung des vorigen Jahres in dieselben gelangt.

Daß die Käfer auf ihrer Infektionswanderung Ende Mai bis Mitte Juni häufig auch in solche *sanguinea*-Kolonien geraten, die gerade eifrig mit der Erziehung geflügelter Geschlechter beschäftigt sind und daher für die Brutpflege von *Lomechusa* kein Entgegenkommen zeigen, ist selbstverständlich. Besonders charakteristisch hierfür sind die Funde vereinzelter Lomechusen mitten unter den Haufen großer Kokons (von ♀ oder ♂); z. B. in Kol. 110 (im Süden von Bez. II): 30. V. 1896; in Kol. 213 (Bez. IV): 29. V. 1896; in Kol. 231 (Bez. IV): 9. VI. 1898. Daher kommt es in sehr vielen Fällen nicht zur erfolgreichen Infektion der neuen Kolonie, selbst wenn der Besucher ein befruchtetes Weibchen war. Dies ergibt sich übrigens bereits aus der allgemeinen Übersicht der statistischen Resultate, wonach unter 79 noch pseudogynenfreien, aber schon *Lomechusa*-haltigen Kolonien nur sieben waren, in denen Larven von *Lomechusa* gefunden wurden. Wenn wir auch annehmen dürfen, daß in manchen andern jener Kolonien die Ll in geringer Zahl zwar vorhanden waren, aber nicht beobachtet wurden (s. oben S. 297), so dürfte doch nur ungefähr in ein

Zehntel sämtlicher noch intakten Kolonien, die während der Paarungs- und Infektionswanderung eines Jahres[1] durch *Lomechusa* neu besucht werden, eine erfolgreiche Infektion stattfinden. Diese Berechnung dürfte mit den allgemeinen Ergebnissen meiner Exatener Statistik über die tatsächliche Ausbreitung der *Lomechusa*-Infektion in jenem *sanguinea*-Gebiete annähernd übereinstimmen.

Von besonderem Interesse ist ein Fund vom 10. VI. 1897 in Kol. 293 (Bez. V). Hier wurde oben im Neste ein altes, verstümmeltes *Lomechusa*-Weibchen, das nur noch einen Fühler besaß und beim vorsichtigen Aufnehmen mit den Fingern ungewöhnlich heftig bombardierte[2], zugleich mit einer 7 mm langen *Lomechusa*-Larve und einer Anzahl großer Kokons und Arbeiterkokons gefunden. Ob die großen Kokons Männchen oder Weibchen von *sanguinea* enthielten, habe ich leider nicht untersucht. Aber aus dem Zustande der alten *Lomechusa* ging hervor, daß sie hier keine Persona grata mehr war, obwohl es zur Aufzucht einer Larve gekommen war.

Daß die *Lomechusa* bei ihrer Infektionswanderung vielfach nicht zur normalen Fortpflanzung in den von ihnen besuchten, noch normalen Kolonien gelangen, geht auch aus dem Umstande hervor, daß man die alten *Lomechusa* hier gelegentlich noch viel später oben im Neste findet, als es in den pseudogynenhaltigen bzw. den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien der Fall ist. Während in letzteren der Fund einer alten *Lomechusa* unter den Nestschollen Mitte Juni eine äußerst seltene Ausnahme ist (s. im 5. Kapitel S. 291 ff.), wurden in den nicht *Lomechusa*-züchtenden und pseudogynenfreien Kolonien noch weiterhin wiederholt alte *Lomechusa* oben im Neste gefunden: Kol. 265 (links oben auf der Karte): 15. VI. 1897: 1 L; Kol. 338 (Bez. VIII): 19. VI. 1898: 1 L; Kol. 371 (Bez. VIII): 20. VI. 1898: 1 L ♂[3]; Kol. 281 (Bez. V): 14. VII. 1898: 1 L, und zwar bei frischentwickelten geflügelten Weibchen von *sanguinea*! Letztere muß eine alte, nicht zur Fortpflanzung gelangte *Lomechusa* gewesen sein, da die frischentwickelten *Lomechusa* durch ihre hellere Färbung um diese Jahreszeit noch leicht kenntlich sind, während dieses Individuum ganz dunkel gefärbt war.

Der Herbstfund in Kol. 324a (Bez. VIII) (5. IX. 1898: 1 L oben unter den Schollen) bezieht sich höchstwahrscheinlich auf einen kürzlich herzugewanderten Käfer und schließt sich somit an die unter

[1] Die Befunde der Statistik beziehen sich auf fünf Jahre.

[2] Es ist das im I. Teil der Arbeit S. 242, Anm. 4 erwähnte Individuum.

[3] Die andern hier erwähnten Exemplare waren Weibchen, da ich es ausdrücklich in meinen Notizen bemerkt hätte, wenn es Männchen gewesen wären.

jenen 76 Kolonien äußerst seltenen Vorfrühlingsfunde in Kol. 109 und 343 an (s. oben S. 303).

Parallele mit *Atemeles*.

Für die Infektionswanderungen der *Atemeles*-Arten besteht insofern ein bedeutsamer Unterschied, als bei ihnen die Infektion neuer *Formica*-Kolonien (Larvenwirtskolonien) in der Zeit der Paarungswanderung Anfang bis Ende April und im Anschluß an dieselbe im Mai erfolgt, und zwar teils direkt von den Kolonien ihrer Winterwirte (*Myrmica*) ausgehend, teils von solchen Kolonien ihrer Larvenwirte (Sommerwirte, *Formica*) aus, wo ein Teil der Käfer keine definitive Aufnahme zur Brutpflege erlangt hatte (s. oben S. 290 und 301). Die Sommer- und Herbstwanderungen der frischentwickelten Käfer dagegen beziehen sich nur noch auf das Aufsuchen von *Myrmica*-Kolonien, nicht mehr auf dasjenige von *Formica*-Kolonien. Bei *Lomechusa* aber dienen auch die Herbstwanderungen zur Infektion neuer Kolonien ihrer e i n z i g e n normalen Wirtsart (*F. sanguinea*). Siehe hierüber weiteres im 8. und 9. Kapitel.

8. Sommerfunde frisch entwickelter Lomechusen. Nur eine Generation in einem Jahre.

8a. Sommerfunde frisch entwickelter Lomechusen.

Da während der $1^1/_2$-monatlichen, Ende Mai oder Anfang Juni beginnenden und Mitte Juli schließenden Larvenperiode in einer stark *Lomechusa*-züchtenden Kolonie mehrere (bis fünf) Larvenserien aufeinanderfolgen (s. oben S. 291 ff. und 298 ff.); da ferner die Wachstumsdauer der einzelnen Larve 10—14 Tage beträgt, bis sie von den Ameisen zur Verpuppung mit einem Erdgehäuse umgeben wird oder sich selber in die Erde eingräbt (näheres hierüber folgt später unter B und C); da endlich nach meinen Zuchtversuchen in künstlichen Formicarien der Aufenthalt in der Puppenwiege für die Larve, die Puppe und den frischentwickelten Käfer zusammen durchschnittlich 4 Wochen dauert (näheres unter B und C): so dürfen wir in den *Lomechusa*-züchtenden *sanguinea*-Kolonien in freier Natur das Auftreten der frischentwickelten Käfer, welche die Puppenwiege verlassen haben, von u n g e f ä h r M i t t e J u l i b i s g e g e n E n d e A u g u s t erwarten.

Dies ist auch tatsächlich die Zeit meiner Funde der frischentwickelten Käfer in der Exatener Statistik. Die jungen Lomechusen sind durch ihre hellere, blutrote Färbung und den stärkeren Glanz noch mehrere Wochen lang von den alten, braunroten, mattglänzenden

Individuen leicht zu unterscheiden. Erst gegen Ende September haben die meisten Käfer die dunklere Färbung der Frühjahrsexemplare erlangt, sind aber etwas glänzender als diese.

Die folgenden Funde beziehen sich sämtlich auf pseudogynenhaltige Kolonien, da ich aus pseudogynenfreien von Exaten keine habe[1]. Ich lasse die Funde nach den Kolonienummern folgen.

Kol. 2a (= Kol. 2 und 2b) (Bez. II). — 29. VIII. 1897: eine *Lomechusa* vor dem Neste sitzend)[2].
Kol. 3a (= Kol. 4) (Bez. II). — 4. VIII. 1895: drei frischentwickelte *Lomechusa* oben (d. h. unter einer Scholle des Nestes).
Kol. 23 (Bez. VIII). — 28. VIII. 1897: ungefähr ein Dutzend ausgegraben aus der Tiefe des Nestes (s. oben S. 271).
Kol. 36 (Bez. II). — 22. VII. 1895: 1, oben.
Kol. 57 (Bez. II). — 8. VIII. 1895: 1, oben.
Kol. 87 (Bez. III). — 10. VII. 1897: 1, oben[3].
Kol. 156 (Bez. III). — 18. VIII. 1896: 1, oben.
18. VIII. 1897: ungefähr ein Dutzend, ausgegraben.
Kol. 169a (Bez. III). — 18. VIII. 1896: 10, oben.
Kol. 240 (Bez. III). — 18. VIII. 1896: 1, oben.
Kol. 277 (Bez. V). — 14. VII. 1898: 5, oben.
12. VIII. 1899: 5, ausgegraben.
Kol. 305 (Bez. III). — 25. VIII. 1897: 1, oben.
Kol. 500[4]. — 12. VIII. 1899: 5, ausgegraben.

---

[1] Kol. 274 (Bezirk V), wo 1898 zahlreiche Ll erzogen worden waren (s. oben S. 294), würde beim Ausgraben der Kolonie Ende August sicherlich auch frischentwickelte Käfer ergeben haben. — Bei Hohscheid im Luxemburger Ösling (486 m Meereshöhe) fand ich am 26. und 28. August 1909 in zwei pseudogynenfreien Kolonien einige *Lomechusa*. Da in den benachbarten pseudogynenhaltigen Kolonien zu derselben Zeit keine Lomechusen getroffen wurden — wenigstens oben im Neste —, werde ich auf diese Funde bei den Herbstwanderungen zurückkommen.

[2] Dieser Fund gehört eigentlich unter die Herbstfunde (s. Kap. 9).

[3] Am 18. VIII. 1897 wurde das seit einer Woche verlassene Nest der Kol. 87 ausgegraben, in welchem im Juni Ll gefunden worden waren und am 10. Juli eine frischentwickelte *Lomechusa*. Obwohl das Nest bis auf die tiefsten Gänge untersucht wurde, fanden sich keine *Lomechusa* in demselben. Ich fügte damals diesem Befunde die Notiz bei: »Die *Lomechusa* bleiben also nicht in den verlassenen Nestern zurück, sondern gehen mit den Ameisen« (VI. Notizbuch, S. 62).

[4] Südlich von Bezirk V, bereits außerhalb des 4 qkm-Gebietes, daher auf der Karte separat eingetragen, rechts unten in der Ecke.

Diese Funde beginnen also mit dem 10. Juli (Kol. 87) und enden mit dem 28. August (Kol. 23). Aus diesen Funden ergibt sich ferner, daß die frischentwickelten Käfer sich oben im Neste meist nur in geringer Zahl zeigten. Es waren dies kühlere Tage, während sie bei heißem Hundstagswetter nie oben, sondern nur in der Tiefe saßen (»im Bierkeller«, wie einer meiner Begleiter sich damals scherzhaft ausdrückte). Die höchste, oben unter den Schollen des Nestes gefundene Zahl war 10 (Kol. 169a). Ausgrabungen ergaben mehrmals höhere Zahlen (Kol. 23 und 156), aber tatsächlich nicht erheblich über ein Dutzend in einem Neste. In Kol. 169a, wo zehn oben waren, würden vielleicht bei der Ausgrabung mehrere Dutzend gefunden worden sein. Aber auch diese Zahl würde noch leicht erklärlich gewesen sein durch die Abstammung von einem Pärchen. Sommerzahlen frischentwikkelter Lomechusen, die nur durch die Abstammung von mehreren Pärchen sich erklären lassen (JORDAN), kennt man überhaupt nicht.

8b. Nur eine Generation von Lomechusa in einem Jahre.

In einem *sanguinea*-Neste bei Exaten hatte ich 1889, am 16. und 21. Mai eine Anzahl *Lomechusa* (sechs Stück) gefangen; dann am 12. Juni ungefähr 20 fast erwachsene Larven, endlich am 11. Juli bereits elf frischentwickelte *Lomechusa* zugleich mit einer jungen, erst 4 mm langen Larve (s. Nr. **11**, S. 94). Ich hatte damals auf diese Funde die Vermutung gegründet: »Letztere (die junge *Lomechusa*-Larve) halte ich für einen Nachkommen der neuen Imagines, da alte schon seit Mitte Juni nicht mehr zu finden waren. Somit scheinen unter günstigen Verhältnissen zwei Generationen von *L. strumosa* in einem Jahre vorkommen zu können.« Auch in den folgenden Jahren war ich noch geneigt, zwei Generationen von *Lomechusa* — wenigstens manchmal — anzunehmen; von der zweiten Generation vermutete ich, daß sie bei *F. rufa* bzw. *pratensis* lebe, zu denen die bei *sanguinea* im Juli entwickelten Käfer übergehen sollten, um dort ihre Larven erziehen zu lassen.

Auf Grund meiner späteren Befunde in der *sanguinea*-Statistik von Exaten mußte ich jedoch diese Vermutungen über eine doppelte Generation von *Lomechusa* in einem Jahre als irrtümlich aufgeben. Die successiven Larvenserien in einer *sanguinea*-Kolonie von Ende Mai bis Mitte Juli, ebenso wie die entsprechenden successiven Serien frischentwickelter Käfer von Mitte Juli bis Ende August gehören ein und derselben Generation an und stammen sämtlich von den in den betreffenden Kolonien zurückbehaltenen Elternpärchen ab (s. oben S. 297—300). Die gelegentliche Infektion von *rufa*- oder

pratensis-Kolonien durch *Lomechusa* erfolgt bei den Infektionswanderungen der alten Käfer, welche in den *sanguinea*-Kolonien keine definitive Aufnahme zur Brutpflege gefunden haben. Alle Gründe zur Annahme zweier Generationen von *Lomechusa* in einem Jahre fallen hiermit fort.

Ferner sprechen auch gewichtige Gründe direkt gegen die letztere Annahme. Wenn die Käfer der im Juli und August entwickelten Sommergeneration in demselben Jahre sich fortpflanzten, so müßte man sie doch auch wieder in Paarung antreffen. Aber weder in freier Natur, noch in meinen küntlichen Nestern habe ich Paarungen von Individuen dieser Generation beobachtet vor dem nächsten Frühling. Ferner müßten bei jener Annahme noch im August oder September gelegentlich *Lomechusa*-Larven in den *sanguinea*-Kolonien zu finden sein, was ebenfalls nicht zutrifft. Es müßten endlich zum zweitenmal ganz frischentwickelte Käfer noch Ende September oder Anfang Oktober auftreten; auch dies entspricht nicht den Tatsachen. Die Annahme von zwei aufeinanderfolgenden Generationen von *Lomechusa strumosa* F. in einem Jahre entbehrt somit einer tatsächlichen Grundlage.

Vergleich mit *Atemeles* und *Dinarda.*

Was hier für *Lomechusa* gesagt wurde bezüglich der Generationszahl in einem Jahre, gilt auch für *Atemeles paradoxus* Grav. und *emarginatus* Payk. nach meinen zahlreichen Beobachtungen in freier Natur und in künstlichen Nestern. Höchstwahrscheinlich gilt es auch für die größeren *Atemeles*, für *pubicollis* Bris., *pratensoides* Wasm. und *truncicoloides* Wasm. Wenigstens sind auch hier keine zuverlässigen Anhaltspunkte bekannt für die Annahme zweier Generationen. Allerdings fand ich Larven von *At. pubicollis* in einer pseudogynenhaltigen *rufa*-Kolonie bei Blijenbeek (Holl. Limburg) noch am 25. Juli 1899 in allen Stadien (s. Nr. **105** und **109**), ferner zwei erwachsene Larven noch am 2. August 1891 in einem *rufa*-Nest (var. *rufo-pratensis* For.) im Saminatal bei Feldkirch in Vorarlberg. Obwohl im letzteren Neste bereits am 14. Mai 1891 ein Käfer gefunden worden war durch meinen Kollegen P. H. Klene S. J., so sind wir doch auch hier nicht zur Annahme zweier successiven Generationen von *Atemeles* berechtigt, zumal bei dem im Dunkel eines Fichtenwaldes liegenden, ziemlich feuchten Neste die Entwicklung der Larven und Puppen wahrscheinlich langsamer vor sich ging. Für *Atemeles pubicollis* subsp. *truncicoloides*, dessen Larvenentwicklung ich im Juli und August 1909 in einer Kolonie von *F. truncicola* bei Lippspringe in Westfalen verfolgte (s. oben

S. 301 und Nr. **173**, S. 100 und Nr. **180**, S. 64 [9 Separ.]), dürfen wir auf Grund jener Beobachtungen ebenfalls keine aufeinanderfolgenden Generationen, sondern bloß mehrere successive Larvenserien annehmen, die wahrscheinlich von einer größeren Zahl von Elternpärchen in einem Neste stammten, als es bei *Lomechusa strumosa*, *Atemeles emarginatus* und *paradoxus* der Fall ist, wo ein bis höchstens zwei Pärchen für die Beobachtungstatsachen genügen. Hierzu kommt noch, daß die frischentwickelten *Atemeles* — und dies gilt für die kleineren wie für die größeren Arten — nach meinen Beobachtungen sowohl in freier Natur wie in künstlichen Nestern sobald als möglich die *Formica*-Nester zu verlassen suchen, in denen sie ihre Larvenentwicklung durchgemacht haben. Sie gehen dann, nachdem sie sich eine Zeitlang verborgen gehalten, zu *Myrmica* (*scabrinodis*, *laevinodis* usw.) über[1], wo

---

[1] Die frühesten »Herbstfunde« von *Atemeles* bei *Myrmica* sind: ein *Atemeles emarginatus* in einer Kolonie von *Myrmica ruginodis* (var. *laevinodi-ruginodis*), die noch zahlreiche geflügelte Männchen und Weibchen enthielt, am 27. VII. 1910 (Luxemburg); ein *Atemeles pubicollis* bei *Myrmica ruginodis* 31. VII. 1901 (Luxemburg, unweit eines *rufa*-Nestes). Gewöhnlich findet man die *Atemeles* erst von Anfang September an wiederum bei *Myrmica*. Hier ist scheinbar eine Lücke in der Biologie von *Atemeles*. Wo bleiben die frischentwickelten Käfer so lange, nachdem sie das *Formica*-Nest, in dem sie erzogen wurden, eventuell schon Mitte Juli verlassen haben? (In meinen Beobachtungsnestern habe ich schon am 15. VII. 1897 einen frischentwickelten *At. paradoxus* erhalten.) Für *Lomechusa* konnte ich feststellen, daß die neuen Käfer tief unten im heimatlichen *sanguinea*-Neste nach ihrer Entwicklung sitzen bleiben oder wieder unter den Ameisen oben sich zeigen. Bei den neuen *Atemeles* sah ich nur, daß sie aus ihrem Mutterneste zu entfliehen suchen, um nicht gefressen zu werden von ihren ehemaligen Pflegerinnen. Was treiben sie, bis man sie wieder bei *Myrmica* findet? Die Annahme, daß sie sich gelegentlich draußen paaren und dann zum zweitenmal in ein Nest ihres Larvenwirtes *Formica* gehen, um dort nochmals ihre Brut erziehen zu lassen — also eine zweite Generation — läge wohl nahe. Auch würden sehr späte Larvenfunde — z. B. von *At. paradoxus* bei *F. rufibarbis* noch am 11. August 1900 — bequem hierzu passen. Ferner beobachtete ich eine Paarung von *At. paradoxus* in einem künstlichen Formicarium von *Myrmica laevinodis* schon am 30. Januar 1906 (Luxemburg). Trotzdem halte ich die Annahme von gelegentlich zwei Generationen auch für *Atemeles* nicht für hinreichend begründet, obgleich sie nicht so sicher sich ausschließen läßt wie für *Lomechusa*. Die Frage, wo die *Atemeles* nach dem Verlassen der *Formica*-Nester bleiben, bis man sie wieder unter den *Myrmica* findet, ist wahrscheinlich zu beantworten durch die von mir als »Quarantäne der *Atemeles*« bezeichneten Vorgänge. Nach zahlreichen Beobachtungen und Versuchen halten sich die *Atemeles* meist kürzere oder längere Zeit in der Umgebung des Nestes, in welches sie übergehen wollen, oder in verlassenen Gängen desselben versteckt, sowohl im Frühling beim Übergang von *Myrmica* zu *Formica* als auch im Hochsommer beim Übergang von *For-*

nur die Käfer, aber niemals ihre Larven zu finden sind. Daher ist auch aus diesem Grunde an eine zweite Generation der *Atemeles* in den *Formica*-Nestern schwerlich zu denken.

Anders liegen die Verhältnisse für unsere *Dinarda*-Arten (bzw. -Rassen). Von *D. dentata* Grav. bei *F. sanguinea* fand ich wiederholt unausgefärbte, ganz frischentwickelte Exemplare zu drei verschiedenen Jahreszeiten, Mitte April (15.), Ende Juni (22.), Ende August (28.) und Anfang September (2.). Da die Paarung von *D. dentata* schon im März beginnt, müssen wir hier zwei bis drei Generationen jährlich annehmen. Auch von *D. Märkeli* Ksw. bei *F. rufa* fand ich wenigstens zweimal im Jahre, im Juli und wieder im September, frischentwickelte Käfer. Hier haben wir es eben mit Staphyliniden zu tun, die in den Ameisennestern als Synoeken eine unabhängige Lebensweise führen und bezüglich ihrer Brutpflege nicht an die Erziehung der Larven durch die Ameisen gebunden sind.

9. Herbstfunde und Überwinterungswanderungen von Lomechusa.

Zwischen den »Hochsommerfunden« und den »Herbstfunden« von *Lomechusa* läßt sich keine scharfe Grenze ziehen, weil die Herbstwitterung auf der holländischen Heide oft schon Ende August beginnt. Wenn die Nächte kühl werden, kommen in manchen Kolonien die Lomechusen an sonnigen Mittagen wieder nach oben und wandern dann auch von einem Nest zum andern, wobei sie manchmal eine stark geschwächte pseudogynenhaltige Kolonie, in der sie erzogen worden waren, mit einer benachbarten volkreicheren (pseudogynenhaltigen oder pseudogynenfreien) vertauschen und dort das Winterquartier beziehen. Das sind die »Überwinterungswanderungen« von *Lomechusa*.

---

mica zu *Myrmica*. Der obenerwähnte, am 31. VII. 1901 bei *M. ruginodis* gefundene *At. pubicollis* saß noch abseits von den *Myrmica* allein unter dem Steine und hielt sich auch in dem Lubbockneste, in das er mit den Ameisen gesetzt wurde, noch einige Tage in der Erde verborgen. Der objektive Hauptzweck dieser »Quarantäne« ist, daß die Käfer den »Nestgeruch« ihrer alten Wirte verlieren und jenen der neuen annehmen. Hierzu kommt noch, daß die *Myrmica* bei heißem Sommerwetter, solange sie noch Geschlechtstiere erziehen, sehr wild und kampflustig sind. Auch im Herbst (Ende August und Anfang September) fand ich nur selten *Atemeles* zugleich mit geflügelten Männchen oder Weibchen in demselben Neste. Die Registrierung dieser Befunde muß ich auf die »internationalen Beziehungen der *Atemeles*« verschieben, welche hier nicht behandelt werden können. — Die individuelle Entwicklung der *Atemeles* dauert ferner etwas länger als jene von *Lomechusa* (s. unter C, Kap. 7). Hierdurch wird der Zwischenraum zwischen ihrem Verlassen der *Formica*-Nester und ihrem Erscheinen in den *Myrmica*-Nestern vielfach auf ein paar Wochen beschränkt.

9a. Herbstfunde auf der holländischen Heide.

In meiner Exatener Statistik sind die Herbstfunde, d. h. die Septemberfunde von *Lomechusa* auffallend spärlich, wenngleich in zwei Fällen hohe Käferzahlen in einem Neste vorkamen (Kol. 7 und 191). Der Hauptgrund für diese Seltenheit der Herbstfunde liegt darin, daß viele *sanguinea*-Kolonien des Heidelandes, die ihr Frühlingsnest frei am Rande der Gebüsche anlegen, im September, manchmal sogar schon im August, dasselbe verlassen, um ein oft viele Meter entferntes Winternest in dichtem Gestrüpp oder an andern geschützten Örtlichkeiten zu beziehen; im März oder April des nächsten Jahres wandern sie dann zu ihrem Frühlingsneste zurück. Diese Saisonnester von *sanguinea* habe ich schon in früheren Arbeiten behandelt[1] und brauche sie daher nur kurz zu erwähnen, soweit sie die *Lomechusa*-Statistik beeinflussen. Da das Winternest meist verborgen angelegt ist, habe ich es für viele Kolonien überhaupt nicht gefunden und mußte daher, wenn ich die vom Frühling und Sommer her mir bekannten Kolonienummern im September wieder besuchte, sehr häufig notieren: Nest verlassen; anderswo im Winterquartier.

Diesen Herbstbefunden entsprechen dann natürlich auch die Vorfrühlingsbefunde im nächsten Jahre, bis Ende März. So wurden beispielsweise am 22. März 1898 im Bezirk III der Karte die Nester der pseudogynenhaltigen Kolonien 156, 157, 169, 169a, 87a und 240a noch unbewohnt gefunden, während unter den Schollen der Nester von Kol. 240 und 86 schon reges Ameisenleben herrschte. Kol. 240 ist eine jener Kolonien, welche mehrere Jahre hindurch stets an der nämlichen Stelle, wo sie ihr Frühlingsnest hatten, auch überwinterten. 1897 wurden in Kol. 240 noch am 22. IX., 15. X. 18. X. und sogar noch am 26. X. (an einem sonnigen Herbsttage mit 14—15° R. Lufttemperatur) die Ameisen unter den Schollen gefunden, aber keine *Lomechusa*, obwohl diese Kolonie eine Zentralkolonie für die *Lomechusa*-Infektion war. Die Käfer waren also bereits im Winterquartier wenigstens seit Mitte September.

In der pseudogynenhaltigen Kol. 6 (Bez. II, südlich) wurde am 13. IX. 1895 eine *Lomechusa* noch oben unter den Nestschollen bei den Ameisen gefunden; ebenso auch eine am 5. IX. 1898 unter den Nestschollen von Kol. 324a (Bez VIII). Letztere Kolonie gehörte zu den pseudogynenfreien und hatte auch keine *Lomechusa*-Larven

---

[1] Nr. **59** (1897), S. 67; 2. Aufl. (1900), S. 75ff.; Nr. **168**, S. 48.

in diesem Jahre besessen. Daher ist anzunehmen, daß die betreffende *Lomechusa* Ende August oder Anfang September aus einer andern Kolonie herzugewandert war.

Daß die *sanguinea*, wenn sie umziehen, ihre Lomechusen mitnehmen, wird durch viele Beobachtungen in künstlichen Nestern nahegelegt, wo diese Käfer beim Nestwechsel mitgezogen oder auch im Maule der Ameisen mitgetragen wurden; in letzterem Falle verhält sich der Käfer mit enge angezogenen Fühlern und Beinen völlig regungslos, während die Ameise — gewöhnlich an einem der Haarbüschel der Hinterleibsseiten ihn festhaltend — ihn trägt[1]. In freier Natur beobachtete ich einen solchen *Lomechusa*-Transport[2] bei Ausgrabung der Kol. 191 (Bez. IV) am 23. IX. 1898 (s. Kapitel 10a, S. 318). Ferner konnte ich am 18. VIII. 1897 bei Ausgrabung der Kol. 87 (Bez. III) feststellen (s. oben S. 306), daß in dem kürzlich verlassenen Neste keine *Lomechusa* zurückgeblieben war, obwohl schon am 10. VII. der erste frischentwickelte Käfer oben im Neste gesehen worden war. Die *Lomechusa* waren also bei der Auswanderung mitgegangen oder mitgetragen worden. Bei der gleichfalls pseudogynenhaltigen und *Lomechusa*-züchtenden Kol. 2[3] (Bez. II) machte ich folgende interessante Beobachtung. Die Kolonie bewohnte 1897 drei weit voneinander gelegene Nester, 2, 2a und 2b; 2a lag etwa 30 m von 2 und 2b etwa 26 m von 2a in derselben Richtung (nach Süden). In 2a waren im Juni *Lomechusa*-Larven und Anfang Juli frischentwickelte Pseudogynen gefangen worden. Am 3. Juli begann die Auswanderung von 2a nach 2b; letzteres Nest war ein ehemaliges *fusca*-Nest, das die *sanguinea* von 2a am 22. Juni auf einem Sklavenraubzug geplündert hatten; jetzt siedelten sie in das eroberte Nest zum Teil über. Am 18. August waren alle drei Nester 2, 2a und 2b gleichzeitig bewohnt. Am 29. August war Nest 2 nur schwach besetzt, 2a leer und 2b dafür bewohnt. Vor einer der Nestschollen, in freier Luft,

---

[1] S. über den Transport von *Lomechusa* z. B. Nr. **164**, S. 81—82.

[2] Auch den *Atemeles*-Transport durch *Formica* beobachtete ich in freier Natur. Am 9. August 1909 sah ich, wie bei Auswanderung einer *truncicola*-Kolonie zu Lippspringe ein *Atemeles truncicoloides* von einer *truncicola* im Maule mitgetragen wurde (VIII. Notizbuch, S. 294). Am 6. April 1910 trug eine *rufibarbis* zu Luxemburg einen *Atemeles paradoxus* in ihr Nest (IX. Notizbuch, S. 45) und am 18. Mai 1910 eine *fusca* einen *At. emarginatus* zu Lippspringe (IX. Notizbuch, S. 50). Die Käfer verhielten sich dabei ganz so, wie es oben für *Lomechusa* angegeben wurde.

[3] Über diese Kolonie s. bereits oben S. 268 und 306, Anm. 2.

saß eine *Lomechusa*[1]. Dieses Individuum war also sicherlich nicht in diesem Neste erzogen, sondern von 2a entweder mitgewandert oder mitgetragen worden (aktive oder passive Wanderung).

Große Herbstzahlen von *Lomechusa* fand ich in zwei Fällen, nämlich in den Kolonien 7 (Bez. II südlich) und 191 (Bez. IV). Diese Funde beziehen sich jedoch auf Käfer, die nicht oben im Neste, sondern bereits unten im Winterquartier sich aufhielten. Deshalb seien vorher noch einige auf die Herbstwanderung von *Lomechusa* bezügliche Beobachtungen aus Luxemburg und dem Rheinland hier erwähnt.

9b. Herbstfunde im Ösling und im Rheinischen Schiefergebirge.

Ende August bis Anfang September 1909 untersuchte ich ein *sanguinea*-reiches Gebiet bei Hohscheid (486 m Meereshöhe) im Ösling (Luxemburger Eifel). Ich hatte jene Gegend schon am 6. Juni 1906 (mit Herrn V. Ferrant) zum erstenmal besucht und teilweise stark von *Lomechusa* infiziert gefunden. Eine kleine, anscheinend aussterbende Kolonie unter einem Steine zählte nur noch ein Dutzend Ameisen, darunter die Hälfte Pseudogynen; *Lomechusa* war hier nicht zu sehen, wohl aber in einer viele Meter entfernten, noch fast pseudogynenfreien, beinahe mittelstarken Kolonie, wo zwei *Lomechusa* unter den Schieferplättchen im Neste bei den Ameisen saßen. Eine andre *Lomechusa* begegnete mir an jenem Tage auf einem grasbewachsenen Wege jenes Gebietes ganz allein laufend, offenbar auf der Infektionswanderung. Am 24. VII. 1906 wurde die Gegend wieder besucht und eine Anzahl entflügelter Weibchen von *sanguinea* nach dem Paarungsfluge umherlaufend gefangen und zu Versuchszwecken mitgenommen[2]. Als ich Ende August 1909 mehrere Tage auf die Untersuchung jenes Gebietes verwandte, fiel mir die starke Zersplitterung der infizierten Kolonien auf und ihre oft nur sehr geringe Individuenzahl im Vergleich zu den noch nicht angesteckten Kolonien. In einer sehr kleinen

[1] Dieser Fall ist offenbar anders zu erklären als eine Beobachtung vom 19. Mai 1896, wo ich ebenfalls eine *Lomechusa* außerhalb des Nestes, vor den Nestschollen von Kol. 36 sitzend fand. Letzteres Nest war von den *sanguinea* wegen der Trockenheit verlassen worden; unter den Schollen sah ich nur noch eine *Dinarda dentata*. (Dieselben folgen den auswandernden Ameisen gewöhnlich nach, s. Nr. 2, S. 109). Die *Lomechusa* war entweder von den Ameisen beim Umzuge zufällig zurückgelassen worden oder aus einem Nachbarneste unterdessen herzugewandert.

[2] S. Nr. **162**, S. 371 ff.; Nr. **168**, S. 73. Diese Weibchen stammten aus den noch nicht infizierten Kolonien.

Kolonie[1] mit kaum 80 Arbeiterinnen, unter denen aber keine Pseudogynen waren, wurden am 26. VIII. ziemlich weit oben im Neste, das in einem alten Strunk sich befand, drei *Lomechusa* gefunden; in einer andren etwas stärkeren, ebenfalls nichtpseudogynenhaltigen Kolonie waren gleichfalls einige *Lomechusa* in den oberen Teilen des Nestes. Dagegen wurden in einer noch mittelstarken pseudogynenhaltigen Kolonie (etwa 5% Pseudogynen unter den *sanguinea*, als Sklaven *fusca glebaria* Nyl.) bei Untersuchung des in einem alten Strunke befindlichen Nestes keine *Lomechusa* getroffen; allerdings konnte das Nest nicht bis auf die tiefsten Gänge an der Basis in die Erde verfolgt werden. Am 28. VIII. wurden mehrere andre *sanguinea*-Nester desselben Gebietes ausgegraben, was bei dem aus schiefriger Grauwacke (Devon) bestehenden Boden nur bis auf 1—1,5 dm Tiefe gelang. Es waren stark heruntergekommene Kolonien (oder Zweige zersplitterter Kolonien) mit meist nicht einmal 100 Arbeiterinnen, aber mehreren alten Weibchen. Die volkreichste darunter, welche etwa 300 *sanguinea* und 11% *fusca* hatte, enthielt auch frischentwickelte Pseudogynen und 35 alte, meist recht magere Weibchen. *Lomechusa* wurde auch in dieser Kolonie nicht gefunden, obwohl solche höchstwahrscheinlich gerade in diesem Jahre erzogen worden waren; die Käfer saßen entweder in den tieferen Nestgängen oder waren in andre, minder stark geschwächte Kolonien ausgewandert. Dagegen wurde eine *Lomechusa*, und zwar in den oberen Nestteilen, in einer über 100 m entfernten, ziemlich volkreichen (etwa 2000 *sanguinea* und 6% *fusca*), noch pseudogynenfreien Kolonie angetroffen. Da dieses Nest in weicherem Boden lag, konnte es ganz ausgegraben werden bis auf 1 m Tiefe. In den tiefsten Gängen waren unter den klumpenweise zur Überwinterung versammelten Ameisen keine *Lomechusa*, wohl aber ein großer, myrmekophager *Staphylinus fossor* Scop.[2].

Ohne Berücksichtigung der mehrere Jahre nacheinander durchgeführten statistischen Untersuchungen über *Lomechusa* und ihr Verhältnis zu den Pseudogynen in den *sanguinea*-Gebieten von Exaten und Luxemburg[3] hätten diese Öslinger Herbstfunde nur verwirrend wirken können. In Wirklichkeit bieten sie eine Ergänzung jener Beobachtungen, indem sie zeigen, daß die Käfer im Herbste ihre stark geschwächten Mutternester, in denen sie erzogen wurden, vielfach

[1] Wahrscheinlich war es nur ein Zweig einer zersplitterten Kolonie. S. oben S. 275.

[2] S. Nr. **174**.

[3] Letztere s. Nr. **168**, S. 49ff.

verlassen und andre, volkreichere Nester zur Überwinterung aufsuchen. Wenn letztere noch nicht infiziert waren, kann durch diese Herbstwanderung die Infektion erfolgen und im nächsten Frühling zur *Lomechusa*-Zucht führen. Daher müssen auch die »Überwinterungswanderungen« zu den »Infektionswanderungen« im weiteren Sinne gerechnet werden (s. oben S. 289).

Ähnliches ergibt sich auch aus meinen Oktoberfunden von *Lomechusa* bei Linz am Rh. 1896. Während ich auf dem alluvialen Sandboden der Heide von Holländisch-Limburg während 20 Jahren schon Mitte September keine einzige *Lomechusa* mehr oben unter den Nestschollen traf, lagen hier die Verhältnisse auf einem sehr warmen, nach SW gerichteten, aus blättrigem Grauwackenschiefer (Devon) gebildeten Bergabhang (nahe dem Basaltwerk Sternerhütt) für den oberirdischen Herbstaufenthalt von *Lomechusa* offenbar viel günstiger[1]. Seit 1892 hatte ich bei Linz a. Rh. teils im Herbst, teils im Frühling an acht verschiedenen, mehrere Kilometer voneinander entfernten Stellen *sanguinea*-Kolonien angetroffen und untersucht. An sieben Stellen wurden weder *Lomechusa* noch Pseudogynen in den Nestern gefunden, an der achten Stelle (bei Sternerhütt) beide, aber nicht in derselben, sondern in benachbarten Kolonien (im Oktober 1906). Daß hierin abermals eine auffallende Bestätigung der »*Lomechusa*-Pseudogynentheorie« liegt, bedarf wohl keiner weiteren Ausführung.

Am 6. X. fand ich drei *Lomechusa*, ziemlich hoch oben im Neste unter den Schieferstücken sitzend, in einer ziemlich volkreichen Kolonie[2], welche keine Pseudogynen hatte, wohl aber neben vielen größeren eine Anzahl kleiner, mißgefärbter, scheinbar kümmerlich ernährter Arbeiterinnen, wie sie in den *sanguinea*-Kolonien von Exaten und Luxemburg häufig vor Beginn der Pseudogynenerziehung auftraten (s. Nr. **168**, S. 52). Am 7. X. wurde in einem Zweignest derselben Kolonie, das sich in 1 m Entfernung in einem alten Strunk befand, wiederum eine *Lomechusa* nahe der Oberfläche gefunden; auch hier waren keine Pseudogynen zu sehen. Am 8. X. wurden endlich in einer mehrere Meter von den beiden vorigen Nestern gelegenen, sehr schwachen *sanguinea*-Kolonie viele Pseudogynen (etwa 35%)

[1] Daselbst fand ich im Oktober noch *Claviger testaceus* in Menge bei *Lasius alienus* und (1898) *Lamprinus haematopterus* bei *Tapinoma erraticum* ziemlich zahlreich.

[2] Auch Larven von *Microdon rhenanus* Andries wurden in ihr gefunden. Die in Nr. **83**, S. 7 mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich auf diese Art.

entdeckt; *Lomechusa* waren hier keine, wenigstens in den oberen Nestteilen, obwohl es ein sehr warmer, sonniger Herbsttag war. Am 9. X. wurde dieses Nest ausgegraben, soweit es wegen des steinigen Bodens möglich war. Bis in etwa 2 dm Tiefe war keine *Lomechusa* zu finden, tiefer konnte ich nicht vordringen; wenn *Lomechusa* vorhanden waren, saßen sie jedenfalls in den tiefsten Gängen im Winterquartier. Die vier in der pseudogynenfreien Nachbarkolonie am 6. und 7. gefundenen Käfer waren wahrscheinlich aus ihrer stark geschwächten Mutterkolonie dorthin ausgewandert, um hier mit den Ameisen zu überwintern. Jedenfalls ist die letztere Kolonie von der pseudogynenhaltigen Nachbarkolonie aus mit *Lomechusa* infiziert worden; ob im Herbst 1896 zum erstenmal, ist jedoch fraglich.

10. Höchste Herbstzahlen von Lomechusa im Winterquartier. Vorfrühlingsfunde. Rückblick.

10a. Höchste Herbstzahlen der Käfer im Winterquartier.

Kehren wir nun zu den Herbstfunden der Exatener Statistik zurück. Während vor Mitte September hier und da noch eine vereinzelte *Lomechusa* oben unter den Nestschollen zu sehen war (vgl. S. 311), wurden größere Zahlen nur beim Aufgraben von Nestern pseudogynenhaltiger Kolonien gefunden.

Am 4. September 1890, also $4^1/_2$ Jahre vor Beginn der Statistik, wurde eine pseudogynenhaltige Kolonie untersucht, an deren Stelle sich 1895 die Kol. 7 der statistischen Karte befand, eine bereits stark geschwächte, pseudogynenreiche Kolonie (15—20% Ps. im April 1895); ob dieselbe identisch war mit jener von 1890, bleibt allerdings noch fraglich. Die am 4. September 1890 untersuchte Kolonie[1] war noch mittelstark (etwa 500 Arbeiterinnen) und enthielt neben 5% *fusca* ungefähr 20% großenteils frischentwickelte Pseudogynen; hieraus war auf eine reiche *Lomechusa*-Zucht daselbst in jenem Jahre zu schließen. Oben im Nest war keine *Lomechusa*, obwohl es ein schöner Herbsttag war. Erst aus einer Tiefe von mehreren Dezimetern ($^1/_2$—$1^1/_4{}'$) wurden teils in den tieferen Nestkammern mitten unter den Ameisen, teils isoliert in Nebengängen 30 Stück ausgegraben und mitgenommen; die meisten Käfer waren schon ziemlich weit ausgefärbt, die Larven also wahrscheinlich vor Ende Juni erzogen worden. Mit dem Ausgraben des Nestes wurde erst aufgehört, als sich keine tieferen

[1] In ihr wurden auch 54 *Dinarda dentata* gefunden, die übrigens in allen *sanguinea*-Kolonien von Exaten ziemlich häufig war.

Nestgänge mehr zeigten. Es ist also anzunehmen, daß hier nicht viel mehr als 30 Lomechusen vorhanden waren.

Hier sei ein Fund von A. Reichensperger[1] eingeschaltet. In demselben *sanguinea*-Neste bei Oberwinter (Rheinland), in welchem er Ende Mai 1906 gegen 40 Lomechusen ausgegraben hatte, zählte er Anfang September beim oberflächlichen Öffnen des Nestes elf, teilweise noch ganz frischentwickelte Käfer; wahrscheinlich waren mehr da. Pseudogynen waren damals noch nicht zu sehen, sondern erst im Juli 1907, nach nochmaliger *Lomechusa*-Zucht.

Um festzustellen, wie groß die *Lomechusa*-Zahl im Herbste in einer pseudogynenhaltigen Kolonie sei, und wo die Käfer überwintern, beschloß ich im Herbst 1898 den ganzen Umfang des Nestes einer dieser Kolonien vollständig und restlos auszugraben. Obwohl diese Arbeit an und für sich in dem Sandboden der Heide nicht schwierig ist, so erfordert sie doch, auch wenn mehrere Mann daran teilnehmen, viel Mühe und Zeit, weil die Nester oft über einen Meter tief unter die Oberfläche reichen und bei einer Länge und Breite des Nestes von mindestens 1 m über ein Kubikmeter Erde handvoll für handvoll, den Nestgängen folgend, vorsichtig ausgegraben, und die ausgegrabenen Erdklumpen stets sorgfältig auf ihren Inhalt (auf einem großen Leintuch) untersucht werden müssen. Ich wählte zur Ausgrabung die Kol. **191** (im Bezirk IV der Karte), da diese im September 1898 nur ein, aber umfangreiches Nest bewohnte, das an derselben Stelle lag wie das Frühlingsnest. Im Mai 1898 war die Kolonie mittelstark, über 500 *sanguinea*, darunter viele große, und etwa 5—6% *fusca*; Pseudogynen hatte ich damals nur ungefähr 2% gesehen. Ein niedriger Haufen von trockenen Heidekrautblättern bedeckte die Nestoberfläche. *Lomechusa* hatte ich im Mai und Juni dieses Jahres unter den Nestschollen nicht gesehen. *Lomechusa*-Larven waren, aber nur in geringer Zahl, am 9. und 24. Juni im Neste 191a gefunden worden; dieses Nebennest war Anfang Juni 4 m vom Hauptneste entfernt gegründet worden, aber im September wiederum verlassen und seither leer. Die Kolonie befand sich wiederum ganz in Nest 191.

Am 21. IX. 1898 wurde die Ausgrabung mit Hilfe mehrerer jüngerer Kollegen begonnen, und da sie an diesem Nachmittag nicht ganz vollendet werden konnte, am 23. IX. zu Ende geführt. Es wurden unter den *sanguinea* ungefähr 15% Pseudogynen gefunden, unter den frischentwickelten Ameisen sogar 30%. Unter den alten *sanguinea*-

---

[1] Beobachtungen an Ameisen (Biol. Centralbl. 1911), S. 597.

Arbeiterinnen waren noch manche große Individuen; es war also bei Beginn der Infektion eine in kräftiger Entwicklung befindliche Kolonie gewesen. Die mit den Pseudogynen dieses Jahres frischentwikkelten Arbeiterinnen waren dagegen höchstens mittelgroß oder kleiner. Bis in die tieferen Nestgänge wurden auch nach und nach zusammen 12 alte, meist magere Königinnen gefunden; dies deutet an, daß die Kolonie schon seit mehreren Jahren infiziert war und nach der Zersplitterung beim Beginne der *Lomechusa*-Zucht sich später wieder in einem Neste konzentriert hatte (s. oben S. 275). Aus der großen Zahl der frischentwickelten Pseudogynen ließ sich schließen, daß weit mehr *Lomechusa*-Larven in diesem Jahre erzogen worden seien, als ich unter den Nestschollen von 191a bei nur zwei Besuchen gesehen hatte.

Die ersten *Lomechusa* wurden in einer Tiefe von 3 dm (etwa 1′) unter der Oberfläche in den Nestgängen gefunden (oben waren keine!); von da an nahm ihre Zahl nach unten hin zu; zwischen 5 und 9 dm Tiefe waren sie am zahlreichsten, dann wurden sie wiederum spärlicher. Weitaus die meisten dieser Käfer saßen mitten unter den zusammengeballten Ameisenklumpen in den Nestkammern und Nestgängen; nur wenige der am tiefsten gefundenen saßen isoliert in sonst leeren Gängen. Die Zahl der Käfer wurde successiv notiert und alle mitgenommen. Am 21. IX. waren es 97 Stück; am 23. IX., wo die letzten und verborgensten Gänge weiter untersucht wurden, noch 19 Stück; es waren also im ganzen **116** *Lomechusa* im Winterquartier in dieser einen pseudogynenhaltigen und *Lomechusa*-züchtenden Kolonie!

Als ich zur Fortsetzung der Ausgrabung am 23. IX. wieder an das Nest kam, sah ich gerade, wie eine sich regungslos still haltende *Lomechusa* von einer *sanguinea*, die sie an den gelben Haarbüscheln der Hinterleibsseite mit den Kiefern gefaßt hatte, auf dem Boden des Nestloches umhergetragen wurde; die Ameise suchte den Käfer offenbar irgendwo in Sicherheit zu bringen. Vielleicht war es den *sanguinea* und ihren *fusca* während meiner Abwesenheit am 22. IX. gelungen, einige Käfer, die sie aus den tiefsten Nestgängen unterdessen herausgeholt, erfolgreich zu verstecken; wahrscheinlich ist es jedoch nicht, da ich alle Stellen in dem ausgegrabenen Erdhaufen, wo die Ameisen sich seit dem 21. wieder angesammelt hatten, sorgfältig untersuchte. — In dem großen Fangglase, in welchem ich die bei der Ausgrabung an beiden Tagen gefundenen Käfer mit einer Anzahl Ameisen lebend mit nach Hause nahm, war trotz der Größe des Glases[1], der beige-

[1] 1,5 dm hoch, 1 dm weit. Das helle Tageslicht wurde durch Umwicklung des Glases mit einem Tuche abgehalten.

gebenen feuchten Erde, der kühlen Witterung und der Vermeidung jeder Erschütterung ein so starker *Lomechusa*-Duft entstanden, daß fast alle Ameisen bei ihrer Ankunft wie schwer betrunken dalagen und nur noch schwach mit den Beinen zuckten: nach Zutritt frischer Luft erholten sie sich allmählich wieder[1].

Ob alle in Kol. 191 gefundenen Käfer in dieser Kolonie erzogen wurden, ist wegen der Herbstwanderung der Käfer Ende August und Anfang September nicht sicher, zumal drei andre peudogynenhaltige und *Lomechusa*-züchtende Kolonien, 228, 229 und 231, von denen die zwei letzteren nur schwach bevölkert waren, in der Nähe lagen (Bez. IV). Aber wenn auch alle 116 *Lomechusa* in diesem einen Sommer in dieser einen Kolonie erzogen worden sind, so brauchen wir doch nur zwei *Lomechusa*-Pärchen anzunehmen, die hier im Mai zur definitiven Aufnahme und zur Brutpflege durch die Ameisen gelangten; denn, da die Zahl der Eier in den reifen Eierstöcken von *Lomechusa* etwa 80 beträgt, könnten von zwei befruchteten Weibchen sogar 160 Individuen abstammen, wenn alle Larven zur Entwicklung kommen[2].

Als ich Mitte Juni 1900 von Luxemburg aus das *sanguinea*-Gebiet von Exaten wieder besuchte, fand ich am 13. VI. das Nest der Kol. 191 (Bez. IV) 4 m westlich vom ehemaligen Hauptneste wieder an der Stelle, wo im Juni 1898 das Zweignest 191a gewesen war. Die Kolonie schien sich durch die Fortnahme der vielen *Lomechusa* sichtlich erholt zu haben[3]. Sie hatte an Volkszahl zugenommen und fast alle Arbeiterinnen waren mittelgroß oder darüber; kleine, mißfarbige sah ich fast keine mehr, Pseudogynen nur etwa 1%. Es wurden weder *Lomechusa* noch deren Larven aktuell daselbst gesehen.

10b. Vorfrühlingsfunde im Winterquartier.

An diese Herbstfunde von *Lomechusa* schließen sich die gleichfalls zu den Überwinterungsfunden gehörigen »Vorfrühlingsfunde« an, vor Beginn der Paarungswanderung, also bis Ende März. Hier kommen natürlich nur solche Kolonien in Frage, welche ihr Winterquartier an derselben Stelle hatten wie das Frühlingsnest (s. oben S. 311).

[1] Vgl. das oben im I. Teil, S. 242 über die Wirkung des *Atemeles*-Duftes Gesagte.

[2] S. oben S. 281 und 300; ferner unter C, Kap. 1.

[3] Vgl. die Versuche über künstliche Unterdrückung der *Lomechusa*-Zucht S. 269.

Aus pseudogynenhaltigen Kolonien habe ich folgende Märzfunde von *Lomechusa* verzeichnet:

Kol. 4 (Bez. II). — 19. III. 1896: 2 *L* oben unter den Nestschollen.

Kol. 36 (Bez. II). — 13. III. 1896: 2 *L* oben (mitgenommen).
17. III. 1896: 1 *L* oben (dortgelassen).
19. III. 1896: wenigstens 6 oben (2 mitgenommen).

Kol. 86 (Bez. III). — 22. III. 1898: noch keine *Lomechusa* oben unter den Ameisen, aber 10 Stück ausgegraben. Die Käfer saßen nicht nahe der Oberfläche, sondern 1—$3^1/_2{}'$ (0,3—1 m) unter derselben im Winterquartier, in den Gängen und Kammern des Nestes, mitten unter den noch halberstarrten Ameisen. Pseudogynen ungefähr 5—8%)[1].

Kol. 157 (Bez. III). — 22. III. 1897: 2 *L* oben unter den Schollen bei den Ameisen.
30. III. 1897: wenigstens 12 oben.

Kol. 240 (Bez. III). — 30. III. 1897: mehrere *L* (wenigstens 4) oben.

Aus pseudogynenfreien Kolonien habe ich dagegen nur zwei Märzfunde, von denen einer (in Kol. 34 im Bez. II) auf eine bereits *Lomechusa*-züchtende Kolonie fällt, während im andren Falle (in Kol. 109 im Bez. II) die *Lomechusa* wahrscheinlich auf einer Herbstwanderung des Vorjahres in das Nest gekommen war. In beiden Fällen wurde nur ein Individuum gesehen:

Kol. 34: 17. III. 1896: 1 *L* oben.

Kol. 109: 21. III. 1898: 1 *L* oben.

Der früheste Fund einer *Lomechusa* oben im Neste ist vom 13. März 1896 (Kol. 36). In Kol. 86 dagegen waren am 22. März 1898 noch alle Käfer tief unten im Winterquartier. Diese Verschiedenheiten hängen teils von dem früheren oder späteren Eintreten des warmen Frühlingswetters, teils von der Lage der betreffenden Nester usw. ab.

An diese Vorfrühlingsfunde schließen sich dann die eigentlichen Frühlingsfunde mit Beginn des April an (s. oben im 4. Kap. dieses Abschnittes). Hier trifft man dann häufig höhere Zahlen von

[1] Im Frühling ist die Prozentzahl der Pseudogynen stets kleiner als am Ende des Sommers, weil die Pseudogynen oft nur sehr kurzlebig sind. In meiner Statistik finden sich zahlreiche Angaben darüber. Dieselben können aber ebenso wie die Angaben über die Ameisenbrut, die zugleich mit den *Lomechusa* oder mit ihren Larven gefunden wurde, hier keinen Platz finden, da die vorliegende Arbeit nur mit den wichtigsten Ergebnissen der *Lomechusa*-Statistik sich befassen kann.

Lomechusa in den oberen Nestteilen der pseudogynenhaltigen Kolonien an; der obige Fund von 12 Käfern am 30. III. 1897 (Kol. 157) gehört bereits in diese Kategorie. Dann beginnt die Vorbereitung zur Paarung und die Paarungswanderung.

10c. Rückblick.

Obwohl eigentlich das ganze Leben von *Lomechusa* in den *sanguinea*-Nestern sich abspielt, so können wir doch bezüglich der Imagines oberirdische und unterirdische Phasen ihres Aufenthaltes in den Nestern unterscheiden; je nachdem sie nahe der Oberfläche oder in den tiefsten Gängen sich aufhalten. Die hauptsächliche oberirdische Phase fällt mit der Paarungszeit im Frühling zusammen (s. Kap. 4); sie beginnt mit dem Heraufkommen der Käfer aus dem Winterquartier um Ende März und dauert mit Einschluß der Paarungswanderungen bis Anfang Juni in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien. Die daselbst zur Brutpflege definitiv aufgenommenen wenigen Elternpärchen setzen ihren Aufenthalt und ihre Paarung in diesen Nestern noch einige Wochen unterirdisch fort, bis sie sterben; sie spielen daselbst die Rolle von »Ersatzgeschlechtstieren«, die von den Ameisen besonders sorgfältig gepflegt werden. Mit dem Beginn der Larvenperiode von *Lomechusa* in der betreffenden Kolonie (s. Kap. 5 u. 6) endet auch durchschnittlich die oberirdische Aufenthaltszeit der alten Käfer daselbst. In den nicht *Lomechusa*-züchtenden Kolonien dagegen findet man alte, auf der Infektionswanderung befindliche Käfer noch öfter im Juni und bis Mitte Juli in den oberen Nestteilen an (s. Kap. 7). Die frischentwickelten Käfer, die in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien gegen Mitte Juli zuerst auftreten, führen eine vorwiegend unterirdische Lebensweise in den tiefsten Nestkammern; man trifft sie nur selten in größerer Anzahl nahe der Oberfläche (s. Kap. 8). Ende August oder Anfang September verlassen manche junge Lomechusen ihre Mutterkolonien und wandern in benachbarte Nester; dies ist die sekundäre oberirdische Phase (s. Kap. 9). Die meisten Käfer überwintern jedoch — oft in großer Zahl beisammen — in den pseudogynenhaltigen Stammkolonien (Kap. 10). Ihr unterirdischer Aufenthalt im Winterquartier beginnt auf der Holländischen Heide schon Mitte September, im Rheinischen Schiefergebirge (wenigstens manchmal) erst Mitte Oktober (Kap. 9). Die Fütterung und Beleckung der Käfer wird in künstlichen Beobachtungsnestern von den Ameisen auch während des Winters fortgesetzt.

B. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsstände von Lomechusa und Atemeles. Viviparität oder Ovoviviparität?

Vorbemerkung. — Wenn ich schon im vorigen Abschnitt (A), welcher den Fortpflanzungszyklus von *Lomechusa* auf Grund der Exatener Statistik behandelte, nur einen summarischen Auszug der wichtigsten Ergebnisse meiner Beobachtungen bieten konnte, so muß ich mich in den folgenden Abschnitten noch kürzer fassen, damit die Arbeit nicht zu umfangreich werde; deshalb können nur noch wenige Hauptfragen zur Behandlung gelangen. Unter diesen dürfte wohl das Problem der Viviparität oder Ovoviviparität von *Lomechusa* und *Atemeles* besonderes Interesse beanspruchen (s. im I. Teil der Arbeit S. 252—257). Deshalb will ich hier die ersten Entwicklungsstände dieser Käfer nach einigen Gesichtspunkten besprechen.

1. Untersuchungen der Ovarien von Lomechusa.

Es wurden am 8. VI. 1894, 10. VI. 1896, 15. VI. 1897 (Exaten) und am 29. V. 1901 (Luxemburg) *Lomechusa*-Weibchen teils aus künstlichen Beobachtungsnestern von *sanguinea* genommen, teils in freier Natur frisch gefangen, seziert und die Ovarien samt Eileiter und Samentasche herauspräpariert. Bei der Untersuchung vom 15. VI. 1897, wo es sich um zwei Weibchen aus einem künstlichen Formicarium handelte, in welchem bereits seit dem 24. IV. wiederholte Paarungen von *Lomechusa* und seit dem 12. V. mehrere Larvenserien von *Lomechusa* beobachtet worden waren, fanden sich beim einen Weibchen nur noch wenige große Eier im Ovarium und eines im Eileiter, beim andern nur ein großes Ei im Eileiter, aber auch diesmal keine junge Larve. Bei der Untersuchung vom 29. V. 1901 wurde ein großes Ei, das im Eileiter sich fand, zu Schnittserien verwendet; wegen mangelhafter Durchdringung des Eies mit Paraffin bei der Einbettung gelang jedoch die mit Hämatoxylin-Eosin gefärbte Schnittserie schlecht und zeigte bloß, daß bereits ein Keimband über dem Dotter vorhanden, nicht aber, wie weit die Entwicklung desselben vorangeschritten war.

Die Zahl der Eier, die in den Ovarien von *Lomechusa* bei den Untersuchungen vom 8. VI. 1894, 10. VI. 1896 und 29. V. 1901 gefunden wurde, war eine sehr beträchtliche. Das Weibchen vom 10. VI. 1896, das an dem nämlichen Tage in Kol. 105 frisch gefangen war — in einer pseudogynenfreien Kolonie ohne *Lomechusa*-Larven — zählte wenigstens 40 Eier in jedem Ovarium, zusammen über 80; die Eier

waren von verschiedenen Größenstufen, die größten erst 0,44 × 0,3 mm lang[1]; im Eileiter fand ich hier keine Eier. Dieses Weibchen schien noch nicht zur ersten Brutablage gekommen zu sein. Die größten Eier, die im Eileiter der andren Exemplare gefunden wurden, maßen 0,5 × 0,375 mm[2]; sie waren kürzer und runder als die abgelegten Ameiseneier[3] und auf der einen Längsseite etwas abgeplattet.

Diese Ovarienbefunde sprechen offenbar nicht für die Viviparität, sondern höchstens für die Ovoviviparität von *Lomechusa*.

2. Untersuchungen auf Eier von Lomechusa strumosa F. in den Sanguineanestern in freier Natur.

Nach der Beschaffenheit der im Eileiter von *Lomechusa* gefundenen Eier hätte man mit Sicherheit erwarten sollen, in freier Natur beim Beginn der Larvenperiode unter den Eierklumpen der Ameisen, an denen die jüngsten *Lomechusa*-Larven kleben, auch Eier zu finden, die durch relativ geringere Länge bei relativ größerer Rundungsbreite von den Ameiseneiern sich unterscheiden ließen und demnach als *Lomechusa*-Eier anzusprechen wären. Schon öfters hatte ich bei den Funden der jüngsten *Lomechusa*-Larven die Eierklumpen, an denen sie klebten, draußen mit der Lupe untersucht, um *Lomechusa*-Eier zu entdecken. Diese Untersuchung war jedoch nicht genügend, zumal die Ameisen die betreffenden Eierklumpen und jungen Larven in größter Eile wegschleppen. Deshalb beschloß ich, die Sache gründlicher zu machen und sofort beim Aufheben der Nestschollen möglichst viel von dem vorhandenen jungen Brutmaterial in

[1] So nach meinen Messungen mit dem Ocularmikrometer (kontrolliert mit dem Objektmikrometer) an dem Canadabalsampräparat 30. März 1904. In meinen Notizen vom 10. Juni 1896 ist die Größe jener Eier auf 0,5—0,6 mm angegeben, aber nur nach Messungen unter der Lupe. Vielleicht hat während dieser 18 Jahre auch eine kleine Schrumpfung der Eier im Canadabalsam stattgefunden.

[2] So nach den jetzt (1914) an Canadabalsampräparaten vorgenommenen Messungen mit dem Ocularmikrometer (Zeiß AA, Oc. 2). Das am 29. Mai 1901 zu Schnittserien verwandte Ei hatte ich damals unter der Lupe auf 0,7 × 0,5 mm gemessen; das war sicher eine irrtümlich hohe Schätzung. — Die in vorliegender Arbeit nach dem Ocularmikrometer gegebenen Maße sind für Zeiß AA, Oc. 2 und Oc. 3 mit dem Objektmikrometer (1 mm in 100 Teile geteilt) bei eingezogenem Tubus kontrolliert. Hierbei ergab sich, daß ein Intervall des Ocularmikrometers bei Oc. 2 = 20 μ, bei Oc. 3 = 18 μ (nicht = 16, bzw. 14 μ, wie die Tabelle von Zeiß angibt).

[3] Die Maße der *sanguinea*-Eier s. im folgenden Kapitel (bei Kol. 277).

Glasröhren zu sammeln und zu Hause zu untersuchen. Es wurde daselbst aus den Fanggläschen mit einem Pinsel in Uhrschälchen mit 70% Alkohol übertragen und dann unter dem Mikroskop sorgfältig durchmustert, Ei für Ei und Lärvchen für Lärvchen. Wenn »*Lomechusa*-Eier«, die von den Ameiseneiern sich unterscheiden ließen, vorhanden waren, konnten sie mir dann sicherlich nicht entgehen. Dasselbe Verfahren wurde auch für die (unten folgende) Untersuchung des Brutmaterials auf *Atemeles*-Eier bei andern *Formica*-Arten angewandt.

Diese Prüfung des Brutmaterials auf *Lomechusa*-Eier wurde besonders sorgfältig im Juni 1898 mit Material aus vier verschiedenen *Lomechusa*-züchtenden Kolonien vorgenommen, bei dem Material aus Kol. 277 auch öfters wiederholt, wenn eine neue Serie von Larven im Neste erschien. Einige Details mögen folgen:

1. VI. 1898: Material in großer Menge aus den Kol. 277 und 274 (s. oben unter A, 5. Kap., S. 294)[1].

3. VI. 1898: Material aus Kol. 277 vom 2. VI. 1898, in großer Menge.

6. VI. 1898: Material aus Kol. 156a.

18. VI. 1898: Material aus Kol. 273, 273a und 277.

27. VI. 1898: Material aus Kol. 277.

Untersuchung vom 1. VI. 1898 (Notizbuch VI, S. 137): »Heute ein gegen 100 Stück Eier, junger Ameisenlarven und *Lomechusa*-Larven umfassendes Material aus Kol. 277 mitgebracht. Zu Hause genau unter dem Mikroskop untersucht. In den größten der Eier[2] kann man (bei durchfallendem Lichte) bereits die junge Ameisenlarve sehen mit zusammengekrümmtem, schlankem Vorderkörper liegend. Eier von andrer Form (und Farbe) als die Ameiseneier sind nicht vorhanden. Die jüngsten *Lomechusa*-Larven sind ungefähr 1 mm lang und 0,5 mm breit[3], breit sackförmig, oben gerundet, unten abgeplattet oder schwach konkav (s. Taf. X, Fig. 15). Der Kopf ist klein, aber deutlich abgesetzt, die Beinchen sehr klein, aber bei Seitenansicht als sechs kleine Zäpfchen vortretend. Die junge *Lomechusa*-Larve ist also ganz anders geformt als die junge Ameisenlarve, welche schlank, nach vorn verjüngt, mit

[1] Dort sowie in der Liste S. 292ff. ist die Mitnahme von Material nur dann angegeben, wenn es für die Zählungsresultate der Larven in einer Kolonie nötig wär.

[2] Die genaueren Maße s. am Schluß dieses Citates.

[3] S. die genauen Maße auf S. 326.

relativ viel dickerem Kopf ist und keine Spur von Beinen hat. Also normalerweise keine *Lomechusa*-Eier vorhanden!«

Ich glaubte den unmittelbaren Eindruck dieser Beobachtungen nach den stenographischen Tagebuchnotizen hier wiedergeben zu sollen, weil ich überzeugt bin, daß auch andre bei dieser Untersuchung den nämlichen Eindruck erhalten haben würden. Die folgenden Untersuchungen gebe ich nicht in extenso wieder, da das Ergebnis genau dasselbe war. Bei jener vom 3. VI. 1898 umfaßte das mikroskopisch untersuchte Material mehrere hundert Eier und junge Larven von Ameisen und *Lomechusa*; die Form der beiden Larvensorten wurde im Notizbuch abgezeichnet (Stadium I und II, s. Taf. X, Fig. 15 u. 16).

Um genaue Vergleichsmaße zu erhalten, habe ich Ende März 1914, also nach fast 16 Jahren, das hier erwähnte, in Bolles-Leescher-Lösung sehr gut konservierte Material aus der *sanguinea*-Kolonie 277 nochmals durchmustert und mit dem Ocularmikrometer die folgenden Größenverhältnisse festgestellt:

1. Für die (sämtlich elliptischen) Eier:

 1a) Kleinere Eier, wo keine Larve durchscheint:

 0,70 × 0,36.
 0,70 × 0,38.
 0,76 × 0,36.
 0,72 × 0,38.

 2a) Größeres Ei, wo keine Larve durchscheint:

 0,86 × 0,40.

 3a) Größere Eier, wo eine Larve (Ameisenlarve) durchscheint:

 0,80 × 0,30
 0,80 × 0,36
 0,84 × 0,36
 0,80 × 0,38
 0,78 × 0,40.

2. Für die kleinsten freien Ameisenlarven von Arbeiterinnen oder Pseudogynen (flaschenförmig, Vorderkörper verjüngt, Kopf wieder verdickt):

 0,98 × 0,44
 1,06 × 0,38.

3. Für die kleinsten *Lomechusa*-Larven (kahnförmig oder elliptisch sackförmig, oben gewölbt, unten flach, Kopf und Beine klein, aber deutlich abgesetzt):

3a) Kleinste Larve (Oberansicht): Länge 1,00 mm, Breite 0,60 mm.
3b) Zweitkleinste Larve (Seitenansicht): Länge 1,10, Höhe 0,56 (Taf. X, Fig. 15).
3c) Dritte Larve (Seitenansicht)[1]: Länge 1,275, Höhe 0,675.
3d) Vierte Larve (Oberansicht): Länge 1,40, Breite 0,613.
3e) Fünfte Larve (Oberansicht): Länge 1,80, Breite 0,80.

Unter diesen fünf *Lomechusa*-Larven gehören vier (3a—3d) zum Stadium I, die fünfte (3e) zum Stadium II (s. unter C, Kap. 3, S. 364ff.). Unter den vier Larven des verkehrt-kahnförmigen Stadiums I nähert sich die letzte bereits der elliptisch-sackförmigen Gestalt des Stadiums II. Alle sind jedoch mit zahlreichen, steifen, abstehenden, kurzen Borsten besetzt, während die fünfte Larve (Stadium II) ebenso wie die andern Exemplare dieses Stadiums (vgl. Taf. X, Fig. 16) nur sehr spärlich und feiner kurz beborstet sind. Hieraus scheint hervorzugehen, ebenso wie auch aus andren, bei der Übersicht der Entwicklungsstadien (B, Kap. 7) zu erwähnenden Unterschieden, daß die erste Häutung der jungen *Lomechusa*-Larve bei einer Größe von etwa 1,8 mm erfolgt, wahrscheinlich am 2. oder 3. Tage nach der Geburt.

Die Eier, deren Maße hier angegeben wurden, muß ich alle für Ameiseneier halten, aus denen Arbeiterinnen oder Pseudogynen erzogen worden wären.

Bei der Ausgrabung der Kolonien 240 und 274 am 13. VI. 1900 zu Exaten wurden auch wieder von dem bei den *Lomechusa*-Larven befindlichen Brutmaterial Proben mitgenommen und zu Hause untersucht. Kol. 240 lieferte damals keine jungen *Lomechusa*-Larven (s. oben unter A, Kap. 3, S. 278 und Kap. 5, S. 293), Kol. 274 nur relativ wenige gegenüber einer großen Menge halberwachsener bis erwachsener *Lomechusa*-Larven (s. oben S. 295). Obwohl Mitte Juni noch neue Serien von *Lomechusa*-Larven in beiden Kolonien von den hier noch zugleich gefundenen (ein bzw. zwei) alten *Lomechusa*-Weibchen zu erwarten waren, so fand sich doch auch hier unter den Eierklumpen kein einziges »*Lomechusa*-Ei«.

Auch späterhin bei den Luxemburger Funden junger *Lomechusa*-Larven wurde das begleitende Brutmaterial wiederholt wieder in ähnlicher Weise untersucht, mit dem nämlichen Resultate:

[1] Dieses Exemplar war schon im Juni 1896 mit Hämatoxylin in toto gefärbt und in Canadabalsam eingebettet worden. Die übrigen wurden in Bolles-Leescher Lösung konserviert und gemessen.

Eier von *Lomechusa*, die doch zugleich mit den jüngsten *Lomechusa*-Larven auf den Eierklumpen der Ameisen vorhanden sein müßten, findet man nach meinen Untersuchungen nicht. Alle Eier, in denen man bei durchfallendem Lichte bereits die Umrisse der Larve erkennen konnte, erwiesen sich als Ameiseneier.

Diese Ergebnisse sprechen offenbar zugunsten der normalen Viviparität von *Lomechusa*. Wäre Ovoviviparität der normale Vorgang, so müßte man doch bei der großen Zahl der ganz jungen *Lomechusa*-Larven auch wenigstens einige Eier finden, in denen eine *Lomechusa*-Larve durchscheint, nicht bloß solche, in denen Ameisenlarven durchscheinen. Auch müßten die *Lomechusa*-Eier wegen der kürzeren und breiteren Gestalt der neugeborenen Larve im Vergleich zur neugebornen Ameisenlarve kürzer und breiter sein als die reifen Ameiseneier, anschließend an die Form der im Eileiter von *Lomechusa* gefundenen Eier. Sonach scheint der Schluß fast unabweisbar, daß die Abstreifung der Eihaut normalerweise bereits bei der Geburt der jungen *Lomechusa*-Larve erfolgt.

3. Untersuchungen auf Eier von Atemeles in den Nestern in freier Natur.

3a. Untersuchungen auf Eier von Atemeles emarginatus Payk. bei Formica fusca L.

Wiederholt wurden bei Funden junger *Atemeles*-Larven in *fusca*-Nestern (bei Prag, Valkenburg, Luxemburg, Lippspringe usw.) Proben der begleitenden Eierklumpen mitgenommen und untersucht. Besonders bei den zahlreichen Luxemburger Funden im Juli 1900 und Juni und Juli 1904 wurden solche Untersuchungen angestellt. *Atemeles*-Eier, die von den Ameiseneiern zu unterscheiden gewesen wären, fanden sich hierbei nicht.

3b. Untersuchungen auf Eier von Atemeles paradoxus Grav. bei Formica rufibarbis F.

Die ersten Exatener Funde dieser Larven datieren schon vom 9. VI. 1888 (s. Nr. 11, S. 74ff., wo diese Larven irrtümlich dem *At. emarginatus* zugeschrieben wurden). Besonders zahlreich waren die Luxemburger Funde von 1900 an bis 1910. Namentlich hier wurden wiederholt sorgfältige Untersuchungen des die jungen *Atemeles*-Larven begleitenden Brutmaterials angestellt, z. B. am 11. VI., 15. VI.,

21. VI. 1902 und 26. V. 1909 aus *rufibarbis*-Kolonien vom Luxemburger Glacis und unserem Hausgarten.

Bei der Untersuchung vom 15. VI. 1902 habe ich notiert, daß zweierlei Eier in den Brutklumpen mit den jüngsten *Atemeles*-Larven gefunden wurden: etwas kleinere, weißgelb, von schwach gekrümmter, länglich elliptischer Gestalt, und etwas größere, heller milchweiße, mehr kurz elliptische, nicht gekrümmte. In beiderlei Eiern, die übrigens, wie ich aus der Nachprüfung des in Bolles-Leescher Lösung konservierten Materials ersehe, durch Übergänge verbunden sind, war in allen Fällen, wo man bereits die junge Larve durch die Eihaut hindurch mit Sicherheit erkennen konnte, eine Ameisenlarve im Ei.

Eine der ebenda gefundenen jungen Larven von *Atemeles paradoxus* vom Stadium II — es ist die hier unter d aufgeführte Larve — wurde damals mit Hämalaun in toto gefärbt, in Canadabalsam eingebettet und 1902 und 1914 photographiert. Die letztere Photographie des aufgehellten, sehr klaren Präparates ist auf Taf. IX, Fig. 14 wiedergegeben. Die Erklärung der Einzelheiten folgt unter C, Kap. 5 a, S. 372 ff.

Die Maße der beiden Formen der bei *rufibarbis* zugleich mit den jungen *paradoxus*-Larven gefundenen Eier sind (mit dem Ocularmikrometer gemessen) beispielsweise:

0,8 × 0,34 und 0,7 × 0,38 mm (wohl beide Ameiseneier, die Arbeiterlarven lieferten).

Die Maße eines Ameiseneies mit durchscheinendem Embryo sind:

0,6 × 0,36 mm.

Die Maße zweier der kleinsten Arbeiterlarven von *rufibarbis* (langgestreckt flaschenförmig, Vorderkörper viel schmaler als der Hinterleib, in letzterem noch der Dottersack sichtbar) sind:

1,5 × 0,66 und 1,2 × 0,5 mm.

Die Maße der im Juni 1902 und Mai 1909 zugleich mit diesen Eiern und Larven gefundenen jüngsten Larven von *Atemeles paradoxus*, sämtlich bereits dem Stadium II angehörig (lang elliptischtonnenförmig, schmaler als die entsprechenden *Lomechusa*-Larven, sonst letzteren [Taf. X, Fig. 16] sehr ähnlich), sind (die Maßangaben beziehen sich auf Länge und Breite, letztere fast gleich der Höhe):

a: 1,22 × 0,48 mm[1].
b: 1,3 × 0,5.

---

[1] Als ungefärbtes Canadabalsampräparat aufbewahrt, die anderen in Bolles-Leescher Lösung.

c: 1,4 × 0,54.
d: 1,4 × 0,72 (Präparat Taf. IX, Fig. 14, offenbar etwas flachgedrückt).
e: 1,6 × 0,6.
f: 1,9 × 0,7.
g: 2,2 × 0,75. (Größte Larve dieses Stadiums, relativ sehr schmal, unmittelbar vor der Häutung und dem Übergang zu Stadium III stehend.)

Angaben über die folgenden Stadien siehe unter C, Kap. 5, b, S. 375.

3c. Untersuchungen auf Eier von Atemeles pubicollis Bris. bei Formica rufa L.[1].

Am 25. Juli 1899 hatte ich bei Blijenbeek (im nördlichen Teile von Holländisch-Limburg, unweit Goch) in einer stark pseudogynenhaltigen *rufa*-Kolonie endlich in einem Neste eine Masse (Hunderte) von *Atemeles*-Larven aller Größenstadien (1—8 mm) entdeckt und bei Ausgrabung des Nestes auch einen völlig ausgefärbten *At. pubicollis* gefunden, den ich damals irrtümlich für ein frischentwickeltes Exemplar hielt, später aber als ein altes Weibchen erkannte, von dem wenigstens die jüngsten Larven der damaligen *Atemeles*-Brut noch stammen mußten (analog zu den Befunden über alte *Lomechusa* in den *Lomechusa*-Larven züchtenden *sanguinea*-Kolonien, oben Kap. 5 und 6 im Teile II A dieser Arbeit). Über hundert jener Larven wurden mit Ameisen und Brutmaterial für ein Beobachtungsnest mit nach Exaten genommen.

Bei Untersuchung des Brutmaterials am 26. VII. 1899 fanden sich unter den Eierklumpen keine Eier, die als *Atemeles*-Eier sich hätten deuten lassen. Eines derselben war ein wenig länger als die meisten andern, aber von den übrigen, die Arbeiterinnen oder Pseudogynen von *rufa* geliefert hätten, doch kaum merklich verschieden. Seine Maße sind (nach Messung mit dem Ocularmikrometer): 0,76 × 0,32 mm. Die jüngste der gleichfalls in Alkohol-Formol konservierten *Atemeles-pubicollis*-Larven desselben Materials mißt 1,60 × 0,52 mm, ist also etwas schmaler als eine ebensolange *Lomechusa*-Larve und hält in der Gestalt ungefähr die Mitte zwischen Stadium I und II der letzteren (s. auch Taf. X, Fig. 28).

---

[1] S. über die folgenden Funde auch die Arbeiten Nr. **105** und **109**; ferner oben A, im 8. Kap., S. 308.

3d. Untersuchungen auf Eier von Atemeles pubicollis Bris. subsp. truncicoloides Wasm. bei Formica truncicola Nyl.[1]

(Hierzu Taf. IX, Fig. 5, und Taf. X, Fig. 28—31.)

In den Nestern der *truncicola*-Kolonie I von Lippspringe in Westf. wurden 1909 von Mitte Juli (wo ich ankam) bis in die erste Hälfte des August eine riesige Menge Larven von *Atemeles truncicoloides* in allen Größenstadien (1—8,5 mm) beobachtet, besonders bei den Aufgrabungen vom 15. VII., 20. VII. und 6. VIII. Mehrere successive Larvenserien — festgestellt wenigstens drei, vor Beginn der Beobachtung wahrscheinlich noch ebensoviele — sind also in dieser einen Kolonie in jenem Sommer erzogen worden. Weit über 100 Larven wurden teils für Beobachtungsnester, teils in Alkohol-Formol konserviert mitgenommen, noch viel mehr wurden dortgelassen. Ich entdeckte die *Atemeles*-Zucht in dem volkreichen Hauptneste dieser Kolonie — Nest in altem Strunk mit umgebendem Kuppelbau von $^1/_3$ m Höhe und $1^1/_2$ m Umfang — ganz zufällig am 15. VII., indem die Ameisen *Atemeles*-Larven aus einer Öffnung des Stammes in eine andre transportierten.

Bei den Aufgrabungen des Hauptnestes am 15. VII. und 20. VII. wurde auch Brutmaterial, auf dem die jüngsten Larven klebten, zur Untersuchung mitgenommen. Die Zahl der Eierklumpen und jungen Ameisenlarven war sehr spärlich, da die *Atemeles*-Larven bereits die junge Ameisenbrut zum größten Teil aufgefressen hatten. Daneben fanden sich erwachsene Arbeiterlarven und Arbeiterkokons in Anzahl. Bei Ausgrabung eines mehrere Meter entfernten, neu angelegten Zweignestes am 6. VIII. fand sich gar keine junge Ameisenbrut vor und nur wenige größere Arbeiterlarven und Arbeiterkokons, dagegen etwa 100 *Atemeles*-Larven, die meisten fast erwachsen, aber auch einige jüngere Stadien. In diesem Zweignest wurde also fast ausschließlich *Atemeles*-Zucht getrieben. Die Arbeiterlarven und Kokons fanden sich hauptsächlich in einem mehrere Meter von diesem Neste und vom Hauptneste entfernten andern Zweigneste. Im Hauptneste waren Mitte Juli einige Dutzend geflügelter Weibchen und zwei Hermaphroditen gefunden worden; Pseudogynen waren weder hier noch in den beiden andern Nestern. Die *Atemeles*-Zucht im Hauptneste hatte

[1] Die Beschreibung von *At. truncicoloides* s. Nr. **179**, S. 270. Über die folgenden Funde vgl. auch Nr. **173**, S. 100 und Nr. **180**, S. 63—64. S. auch in vorliegender Arbeit oben unter A, im 6. Kap., S. 301 und im 8. Kap., S. 309; ferner C, Kap. 5c, S. 376ff.

wahrscheinlich erst begonnen, nachdem die Weibchenlarven schon erwachsen waren.

Der erste frischentwickelte Käfer (Taf. IX. Fig. 5) wurde im Hauptneste am 4. August beobachtet, als er eilig aus einer Nestöffnung herauslief. Von da an bis zum 9. August wurden täglich in den Morgen- und Abendstunden Käfer abgefangen, die aus einer der Nestöffnungen flüchteten, an Grashalmen emporkletterten und davonzufliegen suchten. Mehrmals sah ich, wie Ameisen vergeblich sich bemühten, sie wieder einzufangen. Am 9. August sah ich auch einen Transport eines *Atemeles* im Maule einer Ameise (vgl. oben unter A, 9. Kap., S. 312, Anm. 2). Bei der vollständigen Ausgrabung des Hauptnestes am 10. VIII. fanden sich noch über 40 frischentwickelte Käfer in den tiefsten Gängen des alten Strunks und der umgebenden Erde. Da während der letzten Wochen ohne Zweifel bereits viele junge *Atemeles* das Nest verlassen hatten, ohne daß ich es bemerkte — ich fing nur ein Dutzend zufällig dabei ab —, so muß die Zahl der in diesem Sommer hier und im obenerwähnten Nebenneste (mit Einschluß der über 100 von mir fortgenommenen[1]) erzogenen *Atemeles*-Larven sicherlich mehrere Hundert betragen haben. Deshalb sind auch mehrere Elternpärchen in dieser Kolonie anzunehmen, zumal Kol. I die einzige von den *truncicola*-Kolonien der Umgebung war, welche 1909 *Atemeles* beherbergte. Alte *Atemeles*-Weibchen müssen wenigstens bis zum 20. Juli in der Kolonie gewesen sein, da an diesem Tage noch Larven von 1 mm im Hauptneste gefunden wurden und im Zweigneste am 6. August noch manche kleine Larven. Im Sommer 1910 wurden in Kol. I keine *Atemeles*-Larven gefunden, sondern nur in der 500 m entfernten Kol. III, welche in diesem Jahre zur »Centralkolonie« für die *Atemeles*-Zucht der dortigen *truncicola*-Kolonien geworden war (s. Nr. **180**, S. 61).

Die Untersuchung der Brutklumpen vom 15. und 20. Juli 1909 aus dem Hauptnest der Kol. I ergab nur Ameiseneier und junge *Atemeles*-Larven. Am 30. III. 1914 wurden an dem in Bolles-Leescher Lösung seither konservierten Material Messungen mit dem Ocularmikrometer vorgenommen. Einige Maße seien hier mitgeteilt.

Ameiseneier (Arbeiterinnen von *truncicola* liefernd):

$0{,}60 \times 0{,}28.$
$0{,}68 \times 0{,}30.$

[1] Über die in einem Beobachtungsneste aus dieser Kolonie aufgezogenen Larven s. unter C, Kap. 7, c, S. 383.

Jüngste Larven von *Atemeles truncicoloides* (Stadium I—II; s. C, Kap. 5 c):

a) Kleinste Larve: 1,04 × 0,40 (Oberansicht).

b) Etwas größere Larve: 1,64 × 0,56 (Oberansicht). (Taf. X, Fig. 28.)

c) Leere Haut einer *Atemeles*-Larve: 2,00 × 0,90.

Die jüngsten Larven von *At. truncicoloides* sind somit relativ etwas schmaler sackförmig als die ebensolange junge *Lomechusa*-Larve (s. oben S. 326). Die leere Larvenhaut deutet an, daß die (zweite?) Häutung der *truncicoloides*-Larve bei einer Länge von etwa 2 mm erfolgt. Bei der *Lomechusa*-Larve, die erwachsen um etwa 2 mm größer ist als diese *Atemeles*-Larve, erfolgt die erste Häutung bereits bei etwa 1,8 mm (s. oben S. 326), die zweite bei ungefähr 2,8 mm (s. unten C, Kap. 5,c, S. 376).

Eier, die dem *Atemeles truncicoloides* zugeschrieben werden könnten, sind somit ebensowenig bekannt wie *Lomechusa*-Eier in freier Natur. Bei der größeren Zahl der Elternpärchen in der erwähnten *truncicola*-Kolonie und bei der riesigen Zahl der in ihr beobachteten *Atemeles*-Larven aller Stadien aus mehreren Serien hätte man doch neben den wenigen noch vorhandenen Ameiseneiern die gleichzeitig vorhandenen *Atemeles*-Eier schwerlich ganz übersehen können, wenn solche überhaupt existierten. Diese Befunde sprechen somit ohne Zweifel eher für die normale Viviparität als für die normale Ovoviviparität von *Atemeles*, wenigstens von *At. truncicoloides*.

3e. Untersuchungen auf Eier von Atemeles pratensoides Wasm. bei F. pratensis Deg.[1]

(Hierzu Taf. IX, Fig. 6.)

Hier lassen sich die Befunde in freier Natur von den gleichzeitigen Befunden in Beobachtungsnestern noch weniger trennen als bei *At. truncicoloides*. Während ich im übrigen die Befunde über Viviparität oder Ovoviviparität von *Lomechusa* und *Atemeles*, die aus künstlichen Formicarien stammen, in eigenen Kapiteln weiter unten geben werde, muß ich für *At. pratensoides* die Befunde in Beobachtungsnestern bereits bei den Untersuchungen über *Atemeles*-Eier in freier Natur behandeln.

In doppelter Beziehung sind die folgenden Notizen, die ebenso wie jene über *At. truncicoloides* nur einen kurzen Auszug aus vielen

[1] Die Beschreibung des *At. pratensoides* s. Nr. **140** und **179** (S. 271). Über die Biologie s. Nr. **149**, ferner Nr. **173** (S. 99).

Seiten meiner betreffenden stenographischen Tagebücher enthalten, von besonderem Interesse. Erstens, weil ich bei *At. pratensoides* zweimal durch die vermeintliche Entdeckung eines *Atemeles*-Eies getäuscht wurde; zweitens, weil im Gegensatze zu *At. truncicoloides*, wo in der betreffenden Kolonie eine sehr große Menge von *Atemeles*-Larven mit nur sehr wenigen Ameiseneiern getroffen wurde, umgekehrt bei *At. pratensoides* eine riesige Masse von Ameiseneiern in der betreffenden Kolonie sich vorfand, aber trotz der großen Zahl der alten Käfer keine einzige *Atemeles*-Larve erschien. Wie diese Verschiedenheiten zu erklären sind, wird sich unten ergeben.

Da ich bereits in Nr. **149** (Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. 1906, Heft 1 u. 2) über die Lebensweise von *Atemeles pratensoides* nach meinen Beobachtungen und Versuchen von 1903 berichtet und auch die Fütterung desselben aus dem Munde von *F. pratensis* abgebildet habe (S. 5), hebe ich hier nur die wichtigsten Befunde bezüglich der Fortpflanzung jenes *Atemeles* hervor (die Photographie desselben siehe Taf. IX, Fig. 6).

In freier Natur. — Die ersten Käfer in jener *pratensis*-Kolonie 1 wurden am 29. April 1903 in den oberen Nestteilen zahlreich entdeckt (ungefähr 25) und zur Hälfte mitgenommen; Pseudogynen waren keine vorhanden, weder damals noch später[1]; massenhafte Eierklumpen bereits Ende April. Am 4. Mai wurde das ganze Nest vorsichtig bis auf den Grund aufgegraben, um die Königin zu finden; keine vorhanden. *Atemeles* wiederum zahlreich in den oberen und mittleren Teilen des kleinen Nesthaufens, einige davon mitgenommen. Am 7. Mai waren wieder etwa zehn *Atemeles* unter den obersten Nestschollen zu sehen, am 20. Mai keine mehr oben, aber noch etwa ein Dutzend tiefer unten im Neste. Wiederum die Abwesenheit einer Königin konstatiert, obwohl Hunderttausende von Eiern vorhanden. Am 9. Juni wurde das Nest wieder bis auf den Grund untersucht: nur ein *Atemeles* noch da, tief unten im Neste (mitgenommen); keine Königin; keine *Atemeles*-Larven auf den unzähligen Eierklumpen. Am 11. Juli (und später) keine *Atemeles* mehr gefunden[2]; keine einzige *Atemeles*-Larve auf den noch immer in ungeheurer Menge vorhandenen (vielleicht Millionen) Ameiseneiern; zahlreiche Ameisenlarven verschie-

[1] D. h. in dieser *pratensis*-Kolonie, wohl aber in der etwa 100 m entfernten Kol. 4; s. Nr. **149**, S. 11.

[2] Alle Bemühungen, in andern *pratensis*-Kolonien oder in *Myrmica*-Kolonien den *Atemeles pratensoides* seither wiederzufinden, waren vergebens. S. Nr. **149**, S. 12.

dener Größe und viele große Kokons (von Männchen). Am 1. und 17. September eine Menge, zum Teil noch frischentwickelter Männchen, aber weder geflügelte Weibchen noch Arbeiterkokons; männliche Kokons noch viele vorhanden.

In künstlichen Beobachtungsnestern. — Im Mai 1903 wurden zwei Kontrollnester eingerichtet mit Arbeiterinnen und Eierklumpen aus *pratensis*-Kol. 1, das eine mit *Atemeles*, das andre ohne dieselben, um feststellen zu können, ob in denselben Eier von *Atemeles* erscheinen würden oder direkt junge *Atemeles*-Larven[1]. Vom 4. Mai ab waren in ersterem Neste wiederholte und lang andauernde Paarungen mehrerer Pärchen zu sehen. Die beiden flachen Glasnester (Lubbocknester) wurden hierauf täglich mehrere Wochen lang sorgfältig mit der Lupe abgesucht, um Eier oder junge Larven von *Atemeles* zu finden. Vergeblich. In beiden Nestern erschienen keine *Atemeles*-Larven, die ersten jungen Ameisenlarven in beiden am 8. Juni. In beiden entwickelten sich nur Männchen. Weitaus die größte Zahl der Eier wurde jedoch von den Ameisen aufgefressen (trotz reichlicher Insektennahrung an Schmeißfliegen usw.), manchmal unter meinen Augen; auch viele junge Ameisenlarven, besonders im zweiten Neste, wurden von den Ameisen verzehrt (z. B. während einer Beobachtung am 25. VI.).

Das Ergebnis ist somit kurz: Die *pratensis*-Kol. 1 besaß keine Königin mehr. Die sämtlichen, in ungeheurer Menge vorhandenen Eier waren von Arbeiterinnen gelegte, parthenogenetische Eier; daher auch die Neigung der Ameisen, sie großenteils wieder aufzufressen[2]. Die Abwesenheit einer Königin erleichterte in jener Kolonie wohl die Aufnahme so zahlreicher *Atemeles* (s. auch Nr. **149**, S. 11), erschwerte aber die Bedingungen der Brutablage. Für gewöhnlich findet man ja in freier Natur die jüngsten Larven von *Lome-*

[1] Näheres über die Versuchsanordnung s. Nr. **149**, S. 8. — Wenn im zweiten Neste (ohne *Atemeles*)), das erst am 20. Mai mit Eierklumpen aus dem Heimatneste eingerichtet wurde, *Atemeles*-Larven erschienen wären, so würde nicht bloß die Viviparität, sondern je nach dem früheren oder späteren Erscheinen der Larven auch die Ovoviviparität jenes *Atemeles* definitiv widerlegt worden sein.

[2] Daß die verschiedenen *Formica*-Arbeiterinnen (*sanguinea, rufibarbis, fusca* usw.), bei denen ich Parthenogenesis in künstlichen Nestern beobachtete, ihre Eier wieder auffressen, habe ich nicht bloß bei künstlicher Temperaturerhöhung (Biol. Centralbl. 1891, Nr. 1, S. 21—22), sondern auch unter normalen Temperaturverhältnissen oftmals feststellen können; s. hierüber auch Nr. **59**, 2. Aufl., S. 122 und in andern meiner Arbeiten.

chusa und *Atemeles* nur an jenen Klumpen von Ameiseneiern, aus denen Arbeiterinnen oder Pseudogynen entstehen, also an befruchteten (weiblichen) Eiern. Wenngleich in künstlichen Versuchsnestern von *F. sanguinea* manchmal auch dann noch *Lomechusa*-Larven erschienen, wenn überhaupt keine Eier mehr im Neste waren, so ist doch der normale Platz für die Brutablage beider Gattungen (*Lomechusa* und *Atemeles*) auf den Eierklumpen der jungen Arbeiter- (bzw. Pseudogynen-) Generation[1]. Wahrscheinlich verließen deshalb die *Atemeles pratensoides* am Schlusse der Paarungszeit das *pratensis*-Nest Kol. 1, um andre Kolonien ihres Larvenwirts aufzusuchen, wo bereits die junge Arbeiterbrut zu finden war. In dem geschlossenen Beobachtungsneste aus Kol. 1 aber, das die Käfer nicht verlassen konnten, wurde entweder gar keine *Atemeles*-Brut abgesetzt oder von den Ameisen, deren Naschhaftigkeit durch den Fraß ihrer eigenen Eier und jungen Larven hochgradig gesteigert war, sofort verzehrt. Eine andre Erklärung für das negative Resultat jener Beobachtungen in freier Natur sowie der entsprechenden Kontrollversuche dürfte schwerlich zu finden sein.

Eier von *Atemeles pratensoides* kamen somit in der *pratensis*-Kol. 1 nicht zum Vorschein, weder draußen, noch im Zimmer. Bei sorgfältiger Untersuchung der aus dem Neste mitgebrachten Eierklumpen konnte ich ebensowenig Eier finden, die von den betreffenden Ameiseneiern sich in Größe, Form oder Färbung unterschieden, wie bei Durchmusterung der in den künstlichen Versuchsnestern liegenden Eierklumpen. Trotzdem glaubte ich gerade bei *Atemeles pratensoides* zweimal, ein echtes Ei desselben gefunden zu haben. Zum Glück wurden diese Irrtümer schon in meinen Notizbüchern bald wieder korrigiert; da sie jedoch lehrreich für andre sein können, will ich sie hier kurz berichten.

Als ich aus einem großen Beobachtungsglase, in welchem die am 29. IV. 1903 mitgebrachten *Atemeles pratensoides* samt Eierklumpen und Arbeiterinnen aus Kol. 1 damals gehalten wurden, nach 3 Tagen einen *Atemeles* mit der Pinzette herausnahm, um ihn in Alkohol-Formol zu setzen, »gab er ein Ei von sich«, das ich sofort eigens konservierte (VII. Notizbuch, S. 93). Daneben steht jedoch, nachträglich beigefügt: »Nein, es war ein Ameisenei, das zufällig an ihm klebte.« Die Täuschung war so vollkommen, daß ich das Ei mit der heute noch

[1] Die Larven der Fortpflanzungsgeschlechter sind in den *Formica*-Nestern um jene Zeit, wenn überhaupt vorhanden, schon weiter in der Entwicklung fortgeschritten.

aufbewahrten Etikette versah: »*Atemeles*-Ei! vor meinen Augen vom Käfer abgegeben 1. V. 03.« Ich hatte nämlich das Ei erst in dem Augenblick an der Hinterleibsspitze des Käfers klebend bemerkt, als ich letztern mit der Pinzette bereits in der Luft hielt. Aber es war zweifellos von einem der Eierklumpen im Glase dorthin gekommen, als der Käfer den Hinterleib aufkrümmte. Nachdem ich schon 1903 den Irrtum eingesehen, untersuchte ich der Sicherheit halber am 31. III. 1914 das unterdessen in Bolles-Leescher Lösung konservierte Ei nochmals unter dem Mikroskope und verglich es mit einer Reihe von Ameiseneiern aus den am 29. IV. 1903 konservierten Eierklumpen der Kol. 1. Größe, Form (elliptisch-oval) und Färbung (fast milchweiß) sind bei dem »*Atemeles*-Ei« dieselben wie bei den Ameiseneiern. Einen Embryo konnte man noch in keinem der Eier bei durchfallendem Licht erkennen, weder in dem »*Atemeles*-Ei«, noch in den Ameiseneiern. Die Maße sind, mit dem Ocularmikrometer (Zeiß AA, Oc 2) gemessen:

a) Vermeintliches Ei von *Atemeles pratensoides*[1]:

0,99 × 0,48.

b) Parthenogenetische *pratensis*-Eier (Männchen):

1,00 × 0,48.
1,04 × 0,5.
0,98 × 0,56.
0,96 × 0,403.
0,96 × 0,56.
0,92 × 0,555.
0,90 × 0,46.

Dieses vermeintliche *Atemeles*-Ei ist somit wohl sicher als »unecht« zu streichen.

Der zweite Fall, wo ich wiederum ein Ei jener *Atemeles*-Art zu sehen glaubte, ist vom 8. V. 1903, 11 Uhr vormittags (VII. Notizbuch, S. 109). Um die »internationalen Beziehungen« dieses *Atemeles* zu studieren (s. Nr. **149**, S. 39ff.), hatte ich unter andern Versuchen auch sieben Exemplare des Käfers vom 2. Mai an nacheinander in ein kleines Beobachtungsnest von *F. sanguinea* (mit wenigen *fusca* und *rufibarbis* als Sklaven) gesetzt; eine Königin war nicht dabei. Die Käfer wurden aufgenommen und gut gepflegt, bis ich am 7. Mai eine Königin aus der nämlichen *sanguinea*-Kolonie von Luxemburg (bei Fort Olisy)

[1] Dasselbe wurde außerdem mit dem Objektmikrometer nachgemessen zur Kontrolle.

holte und hinzusetzte. Jetzt änderten die Ameisen des Formicariums ihr Benehmen gegenüber den *Atemeles* und griffen sie wiederholt heftig an. Ein Pärchen von *At. pratensoides* saß jedoch am 7. abends noch friedlich in Copula neben der Königin. Am 8. Mai vormittags sah ich dann die obenerwähnte Szene: »Eine *sanguinea*-Arbeiterin hat eben ein sehr dickes und großes Ei, das wahrscheinlich von einem unmittelbar vor ihr stehenden *Atemeles* stammt, von dessen Hinterleibsspitze sie es wegnahm[1], im Maule, dreht es mehrmals mit ihren Fühlerspitzen und Vorderfüßen herum, beleckt es allseitig und trägt es dann weiter«. Es war »länglich oval und etwas über einen Millimeter lang«. Die letztere Schätzung, die nur nach dem Augenmaß unter der Lupe vorgenommen worden war, ist wohl sicher zu hoch gewesen, ebenso, daß es »doppelt so groß« war als die am 7. V. aus der Kolonie von Fort Olisy mitgebrachten Eier von *sanguinea*. Die Färbung habe ich nicht besonders notiert; sie war demnach weiß wie bei jenen Ameiseneiern, da ich es sonst bemerkt hätte. Leider gelang es mir nicht, die das Ei tragende *sanguinea* aus dem Formicarium abzufangen.

Das fragliche Ei war vermutlich nur ein von einer *sanguinea*-Arbeiterin während der Abwesenheit der Königin gelegtes parthenogenetisches Männchenei, die ja größer sind als die Eier der jungen Arbeitergeneration. Es kann allerdings vielleicht auch ein *Atemeles*-Ei gewesen sein. Wahrscheinlich ist dies jedoch nicht[2], da später keine *Atemeles*-Larve in dem Beobachtungsneste erschien und da die *Atemeles* in demselben seither mißhandelt wurden. Einer von den sieben war schon am Morgen des 8. Mai geköpft worden, drei andre wurden in den nächsten Tagen getötet, die drei übrigen nahm ich heraus, um sie für andre Versuche zu retten.

Es fehlt also auch bei diesem Ei der Beweis dafür, daß es wirklich ein *Atemeles*-Ei war. Gegen diese Annahme sprechen auch die sämtlich negativen Befunde über Eier von *Atemeles pratensoides* in der *pratensis*-Kolonie 1, sowohl in freier Natur wie in den Beobachtungsnestern.

Als Gesamtresultat aus den Untersuchungen in diesem Kapitel über *Atemeles*-Eier in *Formica*-Nestern in freier Natur ergibt

[1] Letzteres habe ich damals wohl nicht gesehen, sondern nur geschlossen, da ich sonst das Ei nicht als bloß »wahrscheinlich« von dem *Atemeles* stammend bezeichnet hätte.

[2] Vgl. auch die Kritik des ganz ähnlichen vermeintlichen *Lomechusa*-Eies (unten im 4. Kap. S. 350 ff.).

sich, daß bisher von keiner unserer fünf *Atemeles*-Arten (bzw. Rassen, da *truncicoloides* nur als Rasse von *pubicollis* beschrieben wurde) Eier bekannt sind. Die Befunde in künstlichen Beobachtungsnestern werden unten (im 5. Kap., S. 353ff.) weiter folgen.

4. Befunde über „Viviparität“ oder „Ovoviviparität“ von Lomechusa strumosa in künstlichen Nestern.

Über den wiederholten, durch neue Beobachtungen veranlaßten Wechsel meiner Ansichten hierüber seit der als irrtümlich erkannten vermeintlichen »Eiablage« von *Lomechusa* in die Erde des Nestes (vgl. Nr. **5**, S. 62 Sep. und Nr. **11**, S. 264) wurde bereits im I. Teil dieser Arbeit (S. 255) kurz berichtet. Von den zahlreichen Notizen hierüber, die in meinen Tagebüchern seit 1889 sich finden, können hier nur die wichtigsten kurz angeführt werden.

4a. Beobachtungen über das plötzliche Erscheinen junger Lomechusa-Larven ohne vorherige „Eier“.

In Übereinstimmung mit den vorhin (B, 2. Kap., S. 323ff.) berichteten Befunden in *Lomechusa*-züchtenden *sanguinea*-Nestern in freier Natur habe ich auch in meinen Beobachtungsnestern das unvermittelte Auftreten der jüngsten *Lomechusa*-Larven auf den Brutklumpen der Ameisen häufig bemerkt, ohne daß vorher Eier, die von den Ameiseneiern sich unterscheiden ließen, zu sehen gewesen wären. Ich kann dies ruhig als »die gewöhnliche Regel« bei meinen Zuchtversuchen von *Lomechusa* bezeichnen. Als Beispiele wähle ich einige Fälle aus, wo die Eier von *Lomechusa*, wenn sie vorhanden gewesen wären, hätten bemerkt werden müssen.

1. Bei Exatener Zuchtversuchen.

In einem volkreichen Beobachtungsnest[1] von *F. sanguinea* mit mehreren (je nach den Jahren wechselnden) Sklavenarten und zwei

---

[1] Die Abbildung desselben s. Nr. **95**, und **164**, Taf. I. Es handelt sich um eine Kombination von zwei flachen Lubbocknestern (Hauptnest und Nebennest) mit einem Vornest, einem Obernest, einem Abfallnest und einem Fütterungsrohr. Hauptnest und Nebennest waren für gewöhnlich mit einem schwarzen Tuch bedeckt, das bei den Beobachtungen langsam fortgezogen wurde. Die übrigen Nestteile waren vom Tageslicht konstant erhellt und bildeten die »Umgebung« des Nestes. 1896 benutzten die Ameisen nur das Hauptnest als »Nestinneres«, wo die ganze Brutpflege stattfand. Trotzdem wurde auch das Nebennest täglich mit der Lupe kontrolliert.

Königinnen, das ich vom 1. August 1893 bis zum 11. Juni 1904 hielt, fand 1896 eine sehr frühzeitige und reichhaltige *Lomechusa*-Zucht statt. Die erste Paarung von *Lomechusa* wurde bereits am 23. März beobachtet, die ersten *Lomechusa*-Larven erschienen auf den Eierklumpen der Ameisen am 28. April, am 15. Mai begann die Einbettung der erwachsenen Ll, am 16. Juni kam schon der erste frischentwickelte Käfer aus der Puppenhöhle, also einen Monat früher als in freier Natur. Im ganzen wurden in dieser Saison gegen 150 Ll, von mindestens zwei Pärchen stammend[1], in diesem Beobachtungsnest erzogen. Da ich dasselbe täglich sorgfältig unter einer starken Lupe durchmusterte, besonders auf Eier und junge Larven, ließ sich in dem flachen Glasnest, in welchem die ganze *Lomechusa*-Zucht sich abspielte, eine zuverlässige Kontrolle über den Brutbestand im Neste durchführen, zumal die Ameisen nicht in der Erde des Nestes, sondern vollkommen offen auf der dünnen Erdschicht desselben mit ihrer Brut sich aufhielten.

Am 28. April sah ich unter den Eierklumpen im Hauptnest einige Dutzend kleiner Larven, die zum Teil Ameisenlarven, zum Teil *Lomechusa*-Larven waren, letztere etwa 1,5 mm lang. Die Eier waren sämtlich Ameiseneier von *sanguinea*, und zwar solche, die Arbeiterinnen lieferten (Männchen und Weibchen wurden hier aus den Eiern der Königin nicht erzogen). Die Copula der *Lomechusa*-Pärchen im Hauptnest wiederholte sich häufig bis gegen Mitte Mai (10. IV., 19. IV., 24. IV., 26. IV., 1. V., 2. V., 3. V., 4. V., 5. V., 6. V., 7. V., 8. V., 9. V., 10. V., 13. V.). Am 2. Mai waren schon über zwei Dutzend junger Ll (*Lomechusa*-Larven) sichtbar, die kleinsten kaum 1 mm, die größten 4 bis 5 mm. Eier von *Lomechusa* waren nicht zu finden. Am 3. Mai waren schon über 30 Ll vorhanden, am 4. Mai noch mehr, die größten hatten 5,5 mm erreicht; daneben zahlreiche ganz kleine. Eierklumpen von Ameisen waren bereits fast gar keine mehr vorhanden, da die jungen Ll sie aufgefressen hatten. Am 5. Mai waren neben den

[1] Am 10. IV. waren zwei Pärchen, die unterdessen fortwährend von den Ameisen sanft beleckt wurden, gleichzeitig im Hauptnest in Copula. Später wurden noch einige *Lomechusa* hinzugesetzt, aber niemals mehr als ein Pärchen zugleich in Copula gesehen. Von wie vielen Weibchen die 150 Ll dieses Nestes tatsächlich stammten, läßt sich nicht feststellen. Daß nur ein Teil der seit dem 22. IV. anwesenden zehn Käfer im Hauptnest sorgfältig gepflegt wurde, während die andern sich meist im Nebennest aufhielten, das sie oftmals zu verlassen suchten, habe ich zwar notiert, kann jedoch keine näheren Angaben über die Zahl der zur Brutpflege ausgelesenen Pärchen machen, da ich damals auf diese Verhältnisse noch nicht meine spezielle Aufmerksamkeit gerichtet hatte.

größten (6,5 mm) und den Mittelstadien auch wiederum ganz kleine Ll von etwa 1 mm sichtbar. Am 6. Mai waren die größten Ll 6—7 mm lang, im ganzen etwa 40 Stück vorhanden; Eierklumpen von Ameisen kaum mehr zu finden. Am 8. Mai morgens waren bereits alle Ameiseneier aus dem Neste verschwunden. Die größten Ll maßen etwa 8 mm; ihr Darm zeigte sich stramm mit braunem Honig[1] gefüllt. (Die mittelgroßen bis großen Ll werden meist aus dem Munde der Ameisen gefüttert und fressen viel seltener an der Ameisenbrut, während die jungen Ll fast ausschließlich Ameiseneier und junge Ameisenlarven fressen und seltener von den Ameisen gefüttert werden.)

Die jungen Ll klebten jetzt teils untereinander, teils mit den noch vorhandenen wenigen jungen Ameisenlarven zu Klümpchen zusammen, seitdem keine Ameiseneier mehr da waren. Am 9. Mai betrug die Zahl der Ll 50—60; es waren also wieder junge Larven nachgekommen. Die ältesten Ll waren schon etwa 9 mm lang. Ameisenlarven waren nur noch sehr wenige, von 3—4 mm, zu sehen. Trotz des fortwährenden Neuerscheinens junger *Lomechusa*-Larven wurde nicht ein einziges Ei im ganzen Neste mit der Lupe gefunden. Am 10.—12. Mai desgleichen. Am 13. Mai waren über 30 der ältesten Ll schon fast erwachsen (10—11 mm); sobald sie den Kopf hin- und herbewegten, wurden sie sofort von den Ameisen gefüttert, wobei die Ameise den Kopf der Larve in ihren Mund nahm und unter Hin- und Herbewegen des Kopfes ihr den Futtersaft gleichsam einpumpte. Die größeren Ll lagen bereits einzeln frei im Neste, in Gruppen beisammen. Die jüngeren klebten noch als Klümpchen zusammen und fraßen einander großenteils gegenseitig auf[2], in Ermangelung von Ameiseneiern oder Ameisenlarven; letztere waren jetzt ebenfalls verschwunden. Eine junge, kaum 1 mm lange Ll lag isoliert auf dem Boden und machte, ohne bei der Kürze ihrer Beinchen von der Stelle zu kommen, zuckende Bewegungen; eine Ameise, die sie vielleicht vorher fallen gelassen hatte, nahm sie rasch auf und trug sie im Maule weiter. Das Nest wurde jetzt täglich zweimal mit der Lupe revidiert auf »*Lomechusa*-Eier«; aber es waren weder *Lomechusa*-Eier noch

[1] Letzterer befand sich im Kolben des Fütterungsapparates wo die Ameisen ihr Kröpfchen füllten. 1897 färbte ich das Zuckerwasser des Kolbens mit Karmin bzw. mit Methylenblau, worauf die von den Ameisen gefütterten Ll blaßrot oder blau wurden. S. Nr. **75**, S. 468 ff.

[2] Den gegenseitigen Kannibalismus der jungen *Lomechusa*-Larven, wenn sie keine Ameisenbrut mehr zur Verfügung haben, beobachtete ich auch sonst in andern Versuchsnestern, z. B. am 29. V. und 1. VI. 1894 (Exaten).

Ameiseneier im ganzen Neste; also mußten die jungen *Lomechusa*-Larven als solche geboren werden.

Am 14. Mai verwendete ich noch längere Zeit als gewöhnlich auf Durchmusterung des Brutmaterials im Beobachtungsneste unter der Lupe. Obwohl wiederum neue ganz junge Ll nachgekommen waren, ist kein Ei zu finden. Die allerjüngsten, nur 1 mm messenden Ll waren kurz sackförmig, vorne und hinten ein wenig zugespitzt, der Kopf bereits deutlich abgesetzt und die drei Beinpaare als winzige Spitzen vorstehend. Am 15. Mai begann die Einbettung der erwachsenen, 11—12 mm langen[1] Ll, die ich gleich näher schildern werde. Am 17. schätzte ich die Zahl der Ll im Neste mit Ausschluß der jüngsten Stadien auf etwa 80, mit Einschluß der letzteren auf etwa 100. Daß die Gesamtzahl der Larven bis zum 21. Mai nur wenig zunahm, ist aus dem gegenseitigen Kannibalismus der jüngeren Larven erklärlich. Am 18. Mai war wieder ein Pärchen von *Lomechusa* in Copula, aber nicht mehr im Hauptneste, sondern im Nebennest. Am 19. Mai waren schon einige 20 Einbettungshügel geschlossen. Zwei große Ll[2] sind gerade damit beschäftigt, eine dritte Ll, die von den Ameisen wieder aus der Puppenwiege herausgezogen worden war, gemeinschaftlich zu zerkauen. Am 20. Mai war ein halbes Dutzend eingebetteter Ll wiederum herausgezogen; sie waren bereits etwas kürzer (zusammengezogen) und dunkler gelb als die noch nicht eingebetteten, fast weißen erwachsenen Larven; sie wurden von den Ameisen emsig umhergetragen, um sie wieder einzubetten (dadurch gehen in den nichtpseudogynenhaltigen Kolonien, wie die vorliegende es war, die meisten Ll zu Grunde; s. oben unter A, S. 281). Es lag auch wieder eine winzig kleine, kaum 1 mm lange Ll isoliert mitten im Neste auf der Erde. Am 21. Mai fand noch eine Copula eines *Lomechusa*-Pärchens statt, aber wiederum nicht im Hauptneste, wo die Ll waren, sondern im Nebenneste. Die Zahl der Ll, die noch zu sehen waren, betrug mit Einschluß der eingebetteten 100 oder darüber. Von der Unterseite des Hauptnestes waren durch die Glaswand hindurch drei Larven in ihren Puppenwiegen sichtbar. Am 25. Mai war noch eine Paarung von *Lomechusa* im Nebenneste. Die Zahl der Ll im Hauptneste, wo die *Lomechusa*-Zucht stattfand, betrug bereits etwa 130; es waren immer noch neue ganz kleine nachgekommen, ohne daß Eier vorher dagewesen wären.

---

[1] Bei ausgestrecktem Körper gemessen; in der schwach gekrümmten Haltung 10 mm.

[2] Bei den großen Ll kommt sonst Kannibalismus viel seltener vor.

Am 27. Mai waren nur noch 50—60 Ll auf der Oberfläche zu sehen (die übrigen schon eingebettet), darunter die meisten schon erwachsen oder halberwachsen, wenig kleinere und keine ganz kleinen (1 mm) mehr. Von da an kamen überhaupt keine neue Larvenserien mehr nach.

Hier muß ich wenigstens eine Spezialschilderung der Einbettung der *Lomechusa*-Larven aus dieser Beobachtungsserie einfügen (vom 15. Mai 1896, IV. Notizbuch, S. 184). Die erwachsenen Larven wurden von den Ameisen (*sanguinea* und ihren Sklaven *rufibarbis*) an einem gemeinschaftlichen Platze im Hauptnest nahe beieinander, in einer Distanz von 1,5—2 cm auf die Erde gelegt, und dann um jede Larve eine kleine Erdkuppel von der Form einer großen Erbse allmählich aufgebaut. Es war sehr hübsch, den Ameisen bei dieser Arbeit zuzusehen. Von Zeit zu Zeit beleckten und fütterten sie dazwischen die bereits von einem Erdwall umgebene Larve, bis derselbe so hoch war, daß er oben geschlossen wurde. Zu lange an einem Stück durfte man die Ameisen bei dieser Beschäftigung jedoch nicht beobachten, weil sie sonst unruhig wurden, die Larven wiederum herauszogen und forttrugen. Die benachbarten erbsengroßen Puppenwiegen bildeten nach ihrer Vollendung noch an demselben Vormittag zusammen einen ziemlich umfangreichen, welligen Erdhügel. Eine photographische Abbildung eines einzelnen dieser Erdgehäuse ist auf Taf. IX, Fig. 12 gegeben. Innerhalb des Erdgehäuses spinnt die Ll dann einen sehr feinen Kokon aus dünnem Seidengespinst. Wenn die Ameisen dann nach einiger Zeit kommen und die Kokons nach Analogie der von den *Formica*-Larven (die vor der Verpuppung meist ebenfalls in die Erde eingebettet werden) gesponnenen zähen Kokons wieder hervorzuholen suchen, so zerreißt das dünne Seidengespinst, und die Ll wird von den Ameisen wieder neu eingebettet. Daran gehen so viele Ll zugrunde, daß ich früher (s. Nr. **11**, S. 95) glaubte, nur jene Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* kämen glücklich durch, welche von den Ameisen nach der Einbettung vergessen würden. Seitdem ich aber später öfters beobachtet habe, daß die Puppenhügel von *Lomechusa* und *Atemeles* von den Ameisen wochenlang sorgfältig bewacht wurden, ohne daß es zur Eröffnung der Gehäuse kam (s. z. B. die unten S. 347 folgende Beobachtung), mußte jene Erklärung durch eine andre ergänzt werden: daß nämlich die Ameisen vielfach, namentlich in pseudogynenhaltigen Kolonien, allmählich die richtige Behandlungsweise dieser Adoptivlarven »lernen« — allerdings zu ihrem eigenen Schaden. — Es sei übrigens ausdrücklich bemerkt, daß die

Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* auch selber zur Verpuppung in die Erde sich eingraben können: sie haben also die Einbettung nicht absolut nötig; s. Nr. **180**, S. 62ff., wo die betreffenden Beobachtungen (von mir und P. H. SCHMITZ) angeführt sind. Die gewöhnliche Regel ist jedoch die Einbettung der Adoptivlarven durch die Ameisen, wenigstens für *Lomechusa*. Bei *Atemeles* scheinen Ausnahmen öfter vorzukommen.

Aus den weiteren Notizen dieser Beobachtungsserie erwähne ich nur einiges kurz. Am 28. Mai beobachtete ich eine gegenseitige Fütterung zweier *Lomechusa*[1] im Nebenneste. Die eine hatte den Kopf in den Mund der andern gesteckt und leckte an ihrer Unterlippe wie sonst an derjenigen einer Ameise. Ein Pärchen in Copula wurde im Nebenneste noch am 2. Juni beobachtet, während die übrigen *Lomechusa* schon seit Mitte Mai von den Ameisen nicht mehr gepflegt wurden wie früher, allein im Nebennest saßen oder dasselbe durch den in das Vornest führenden Gang zu verlassen suchten. Am 3. Juni war eine von den Ameisen halb aufgefressene Puppe von *Lomechusa* zu sehen. In den folgenden Tagen wurden zahlreiche Puppen aus den Einbettungshügeln hervorgeholt und gefressen. Die gleichfalls zahlreich wieder hervorgezogenen und wiederholt eingebetteten Ll wurden jedoch, auch wenn sie bereits unmittelbar vor der Verpuppung standen, meist nicht angefressen, sondern lange noch umhergetragen, bis sie eingeschrumpft und braun waren (s. auch oben unter A, S. 292, Anm. 2). Ich erhielt von den gegen 150 *Lomechusa*-Larven, die 1896 in diesem Neste erzeugt worden waren, nur eine einzige *Lomechusa*, die am 16. Juni bereits hinreichend erhärtet die Puppenwiege spontan verließ und von den Ameisen sofort, besonders an den gelben Haarbüscheln der Hinterleibsseiten, eifrig beleckt und gefüttert wurde. Die Fütterung derselben sah ich nicht bloß von Seite der *sanguinea*, sondern auch der damaligen Hilfsameisen (*pratensis* und *fusca*) am 17. Juni. Von den vier reifen Puppen, die noch am 12. Juni von der Unterseite des Glasnestes aus in ihren Puppenwiegen sichtbar gewesen waren, kam nur diese glücklich durch. Die Aufmerksamkeit der Ameisen war in diesem geschlossenen flachen Beobachtungsneste in verhängnisvoller Weise auf die in den Puppenhöhlen befindlichen Entwick-

[1] Ein sehr seltener Fall. Gegenseitige Fütterung bei *Atemeles* habe ich häufiger beobachtet, wobei die Aufforderung zur Fütterung — wie bei *Atemeles* die Regel ist — ganz nach Ameisenart erfolgte, d. h. durch Streicheln der Kopfseiten des Gebers durch die Vorderfüße des Bettlers. *Lomechusa* tut dies nie, auch nicht den Ameisen gegenüber, sondern begnügt sich mit Fühlerschlägen.

lungsstände des Käfers gerichtet, die nur unter einer dünnen Erdschicht lagen. Nachdem sie einmal zufällig eine weiche, weiße Puppe darin gefunden und deren Wohlgeschmack erfahren hatten, war das Los der übrigen eingebetteten Larven und Puppen zu ihrem Unheil entschieden.

Am 8. Juni war die Einbettung der Ll — soweit sie nicht wieder herausgezogen worden waren — fast vollendet. Die wenigen, noch nicht eingebetteten Larven wurden von den Ameisen fast fortwährend im Maule gehalten und beleckt, aber nicht gefressen. An diesem Tage erschienen auch wiederum die ersten drei Klumpen Ameiseneier im Neste, von der Königin gelegt, während vier Wochen lang kein einziges Ei zu sehen gewesen war.

Daß ich diese Beobachtungsserie etwas ausführlicher berichtete, wird man wohl begründet finden. Denn sie ergänzt in vielen Punkten die Beobachtungen in freier Natur über die *Lomechusa*-Zucht (unter A, Kap. 5 u. 6), sowie über den Mangel von »*Lomechusa*-Eiern« in freier Natur (unter B, Kap. 2) und bietet manche interessante Einzelheiten, die sich der Beobachtung draußen entziehen. Die Larvenperiode von *Lomechusa* dauerte in diesem Formicarium 1896 sechs Wochen (28. IV. bis 10. VI.), wie auch meist in freier Natur, begann und schloß aber einen Monat früher als dort wegen der gleichmäßigen höheren Nesttemperatur im Zimmer. Es folgten auch hier mehrere (sieben!) Larvenserien aufeinander, aber in kürzeren Intervallen als bei den meisten Nestern draußen. Der Umstand, daß schon die ersten Serien der Ll in diesem Beobachtungsneste sämtliche Ameiseneier auffraßen, und daß die Königinnen dann mehrere Wochen lang keine neuen Eier legten, kam der Lösung des Viviparitätsproblems von *Lomechusa* sehr zu statten. Denn während bereits vom 28. April bis zum 8. Mai unter den wenigen noch vorhandenen Ameiseneiern kein einziges »*Lomechusa*-Ei« zu finden war, so war nach dem Verschwinden der Ameiseneier vom 8. Mai bis zum 8. Juni überhaupt kein Ei im ganzen Neste zu sehen. Hieraus folgt:

Die zahlreichen jungen *Lomechusa*-Larven, die vom 8. bis 25. Mai — also während drei Wochen — in mehreren Serien noch nachkamen, müssen also unmittelbar als Larven zur Welt gekommen sein; sonst hätten wenigstens einige Eier bemerkt werden müssen bei den täglichen sorgfältigen Untersuchungen des Nestes mit der Lupe. Es bleibt somit nichts andres übrig, als daß die *Lomechusa*-Weibchen ihre jungen Larven entweder unmittelbar an die Klümpchen der noch vorhandenen jungen

Ameisenlarven und später an die Klümpchen der jungen Ll ablegten, oder daß die neugeborenen *Lomechusa*-Larven durch die Ameisen (wie bei der Eiablage der Königin) von der Hinterleibsspitze der gebärenden Weibchen in Empfang genommen und dann zu Klümpchen zusammengeklebt wurden. Letzteres scheint mir das wahrscheinlichere zu sein.

Das Ergebnis dieser Beobachtungen ist also: Die Eihaut der jungen *Lomechusa*-Larve wird gewöhnlich bereits bei der Geburt abgestreift. Dafür, daß es schon früher (im Eileiter) geschehe, fehlen bisher Anhaltspunkte[1]. Dafür, daß es manchmal vielleicht erst später geschehe, sprechen einige, jedoch sehr zweifelhafte Fälle von »*Lomechusa*-Eiern«, die im nächsten Kapitel folgen.

Nach diesen Befunden wäre somit *Lomechusa* als **vivipar** zu bezeichnen, aber an der Grenze der Ovoviviparität stehend. Dieser Ansicht gab ich bereits während jener Beobachtungsserie am 13. Mai 1896 in meinen Tagebuchnotizen (IV. Notizbuch, S. 183) Ausdruck: »Es scheint also doch, daß *Lomechusa* für gewöhnlich lebendige Larven zur Welt bringt.«

Die *Lomechusa*-Zucht im nämlichen Beobachtungsneste im folgenden Jahre (1897) hatte dasselbe Ergebnis: plötzliches Erscheinen der jungen Ll, ohne daß *Lomechusa*-Eier vorhergingen; desgleichen die Beobachtungen in andern künstlichen Formicarien von *sanguinea* zu Exaten, auf die ich nicht weiter eingehe.

2. Bei Luxemburger Zuchtversuchen.

Auch mit den Luxemburger *Lomechusa* habe ich ähnliche Erfahrungen gemacht wie mit den holländischen. Am 11. Mai 1904 wurde ein Lubbocknest eingerichtet mit Arbeiterinnen, Sklaven (*fusca*)[2] und zwei Königinnen aus zwei *Lomechusa*- und pseudogynenhaltigen Kolonien (Kol. 3 und 5 der Luxemburger statistischen Karte, s. Nr. **168**, S. 49). Am 27. Mai sah ich eine 5 mm lange Ll im Neste, die von den Ameisen umhergetragen wurde. Es waren damals vier alte *Lomechusa* im Neste. Das plötzliche Erscheinen dieser bereits mehrere Tage alten Ll ist nicht maßgebend, da ich während der vorhergehenden Woche das Nest nicht mit der Lupe auf »*Lomechusa*-Eier«

[1] Dagegen sprechen auch die Kleinheit der neugeborenen Larve (kaum 1 mm) sowie die negativen Befunde der Untersuchungen des Eileiters von *Lomechusa*-Weibchen (oben S. 322ff.).

[2] Später kamen noch *rufibarbis* und *rufa* hinzu aus Arbeiterkokons, die ich den *sanguinea* gegeben hatte.

revidiert hatte; dies geschah erst von da an. Die erwähnte Ll war am 6. Juni ausgewachsen, hatte also 12—14 Tage zum Wachstum gebraucht. Die am 27. Mai begonnene tägliche Untersuchung des Brutmaterials im Neste ergab nie ein »*Lomechusa*-Ei«. Ende Mai waren überhaupt keine Eier mehr zu sehen; die Königinnen waren schon seit 2 Wochen tot, und aus ihren Eierklumpen hatten sich junge Arbeiterlarven entwickelt. Auf diesen bemerkte ich am 2. Juni eine ganz junge Ll klebend; sie war somit ohne vorherigen freien Eizustand erschienen. Die letzte Copula eines der beiden *Lomechusa*-Pärchen im Neste hatte ich am 28. Mai beobachtet, die nächste Paarung sah ich am 3. Juni. An diesem Tage erschienen plötzlich zahlreiche junge Ll, auf oder zwischen den Klumpen der Ameisenlarven liegend; von Eiern war keine Spur am 2. und 3. Juni zu finden. Die kleinsten Ll waren »wenig größer als ein reifes Ameisenei« (also wahrscheinlich etwa 1 mm, wie gewöhnlich), »breit kahnförmig, mit der Wölbung nach oben, vorn und hinten etwas zugespitzt«. Am 4. Juni zählte ich etwas über ein Dutzend junger Ll; ob seit dem 3. neue hinzugekommen, konnte ich nicht feststellen. Von da an traten keine neue Ll in diesem Neste mehr auf. Eier waren noch am 9. Juni keine da. Das Wachstum der jungen Ll ging auf Kosten der Ameisenlarven, die aufgefressen wurden, und später durch die reichliche Fütterung aus dem Munde der Ameisen rasch voran. Am 12. Juni waren zehn Ll bereits fast erwachsen, am 13. deren zwölf. Die Ameisenlarven waren jetzt alle von den Ll verzehrt. Da das Nest nur schwach bevölkert war und die Pflege der Ll die Ameisen ganz in Anspruch nahm, hatte die Pflege der alten *Lomechusa* schon Anfang Juni nachgelassen. Es erfolgte keine Paarung mehr, und die Käfer suchten aus dem Neste zu entkommen. Am 15. Juni wurde die erste Ll eingebettet (also 13 Tage nach ihrem Erscheinen), am 16. deren drei, und zehn erwachsene waren noch übrig (also im ganzen 13). Wenn meine Zählung vom 4. Juni richtig war, so waren sonach alle damals vorhandenen jungen Larven bis zur Vollendung ihres Wachstums gekommen. Am 19. Juni waren bereits acht Ll (von der Unterseite des Glasnestes aus) in ihren Puppenwiegen sichtbar; eine derselben schon verpuppt (?). Am 20. waren zehn Ll eingebettet, nur drei noch übrig. Von der Unterseite des Nestes waren neun Larven und eine Puppe in den Puppenhöhlen zu sehen, am 22. Juni elf Larven und eine Puppe. Am 23. wurde endlich die letzte (die 13.) Ll eingebettet. Verpuppt war erst eine; diese Puppe war am 26. morgens schon rötlich, also nahe am Ausschlüpfen. Am 28. Juni waren auch die zuletzt

eingebetteten Larven bereits als Puppen von der Unterseite des Nestes sichtbar. Am 29. morgens war an Stelle der ältesten Puppe schon ein hell rötlichbrauner, frischentwickelter Käfer in der Puppenwiege, verließ dieselbe aber noch nicht.

Ich zwang nun die Ameisen des Beobachtungsnestes zur Auswanderung, um den frischen Käfer und einige Puppen zur Konservierung (in Bolles-Leescher Lösung) herausnehmen zu können und die Entwicklung der übrigen Puppen vor der eventuellen Naschhaftigkeit der Ameisen zu sichern. Obwohl die kleine Versuchskolonie in der letzten Zeit unter Milbenräude (durch zahlreiche Hypopen von *Tyroglyphus Wasmanni* Mon. verursacht) zu leiden hatte, setzten die Ameisen der Auswanderung einen ungewöhnlich hartnäckigen Widerstand entgegen; sogar nach Einblasen von Tabakrauch blieben sie über den aus der Erde hervorragenden Puppenwiegen ihrer *Lomechusa* sitzen, als ob sie dieselben bewachen wollten (s. Nr. **164**, S. 106 und Nr. **180**, S. 63). Vielleicht wäre zur Sicherung der glücklichen Entwicklung der sämtlichen in diesem Nest erzogenen 13 Ll die gewaltsame Entfernung der Ameisen nicht einmal nötig gewesen. Denn sie hatten seit 14 Tagen, wo die erste jener Ll eingebettet worden war, keine einzige Puppenhöhle wieder geöffnet, um die Larven oder Puppen herauszuholen (vgl. dagegen oben S. 343). Dies bestätigt somit meine auch auf Beobachtungen in freier Natur begründete Ansicht, daß in den pseudogynenhaltigen Kolonien die *Lomechusa*-Larven zweckmäßiger behandelt werden und die kritische Verwandlungsperiode deshalb glücklicher überstehen als in den pseudogynenfreien Kolonien (s. oben unter A, S. 281 und 292 und unter B, S. 342—343)[1]. Am 7. Juli waren in dem unterdessen ohne Ameisen gehaltenen Lubbockneste auch die drei letzten

[1] Auch daß die Sklavenarten, mögen sie nun normale oder anormale sein, bei der *Lomechusa*-Zucht von *sanguinea* sich dem Benehmen ihrer Herren völlig akkommodieren (s. Nr. **164**, S. 148 und oben unter A, S. 266, Anm. 3) und deshalb kein modifizierendes Moment in derselben darstellen, wird durch den Vergleich der obigen Luxemburger *Lomechusa*-Zucht von 1904 mit jener von Exaten 1896 bestätigt. In beiden Nestern waren außer den ursprünglichen Sklaven (*fusca*) noch andre Hilfsameisen, aus Arbeiterkokons aufgezogen, im Exatener Neste *rufa*, *pratensis* und *rufibarbis*, im Luxemburger Neste *rufa* und *rufibarbis*, und zwar sogar in größerer Prozentzahl als in ersterem. Trotzdem wurden im letzteren Neste die eingebetteten Larven völlig in Ruhe gelassen, im ersteren nicht. Die Erdschicht auf dem Boden der Lubbocknester war im Luxemburger Falle sogar noch dünner als im Exatener Fall, und daher die Einbettungshügel stärker vorragend und auch für die Ameisen leichter bemerkbar.

Lomechusa-Puppen nahe am Ausschlüpfen. Am 9. Juli, wo ich sämtliche noch vorhandenen Puppen zur Konservierung herausnahm, stellte ich dann für die Entwicklungsdauer von *Lomechusa* in der Verpuppungsperiode (Aufenthalt in der Puppenwiege) folgende Ergebnisse auf Grund dieser Versuchsserie zusammen:

Larve in der Puppenwiege vor der Verpuppung: 6—8 Tage lang.

Puppenstand: 10—14 Tage.

Erhärtung und Ausfärbung des Käfers bis zum Verlassen der Puppenwiege: 7—10 Tage.

Also zusammen: 3 Wochen bis 1 Monat (s. oben unter A, S. 305). Um Wiederholungen zu vermeiden, habe ich diese Ergebnisse bereits hier beigefügt, obgleich sie eigentlich in das 7. Kapitel des folgenden Abschnittes C gehören.

Bezüglich der Frage, ob *Lomechusa* ihre Brut als Eier oder als junge Larven zur Welt bringt, sprechen auch diese Luxemburger Beobachtungen entschieden für die zweite Alternative, d. h. für die normale Viviparität, da auch hier, wie in der obigen Exatener Versuchsreihe, Eier von *Lomechusa*, wenn sie vorhanden gewesen wären, hätten bemerkt werden müssen.

4b. Beobachtungen über mutmaßliche Eier von Lomechusa in künstlichen Formicarien.

Gegenüber der gewöhnlichen Regel, daß bei meinen Zuchtversuchen von *Lomechusa strumosa* die jungen Ll plötzlich, ohne vorherigen freien Eizustand erschienen, sind einige wenige Fälle zu verzeichnen, wo ich »Eier von *Lomechusa*« vor dem Auftreten der Ll bemerkt zu haben glaubte. Alle diese Fälle sind aber bezüglich ihrer Deutung sehr zweifelhaft, während das plötzliche Erscheinen der jungen Ll ohne vorher abgelegte Eier wenigstens für die obenerwähnten Versuchsreihen als sicher, für die meisten übrigen als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden muß.

1. Bei meiner ersten *Lomechusa*-Zucht zu Exaten 1889 bemerkte ich am 8. Juni in dem betreffenden Lubbockneste von *sanguinea*, welches sechs *Lomechusa* enthielt, eine 3 mm lange Larve, die ich sofort als junge *Lomechusa*-Larve (nach J. Sahlbergs Beschreibung) erkannte, und zwar auf den Eierklumpen der Ameisen. Am 9. Juni sah ich über ein halbes Dutzend 3—4 mm langer Ll, die mir am Tage vorher wegen ihrer Kleinheit entgangen waren. Die Eierklumpen, die damals tatsächlich im Neste waren und an denen die jungen Ll meist klebten, erkannte ich damals als Arbeiterinneneier (d. h. aus

denen Arbeiterinnen erzogen werden) von *sanguinea*. Da ich jedoch zu jener Zeit noch unter dem Einfluß jener vermeintlichen Eiablage von *Lomechusa* stand (Nr. 5, S. 306 [62 Sep.]), die ich erst später (Nr. 11, S. 264) als irrtümlich erkannte, fügte ich meinen Notizen damals die Vermutung bei, daß die Ameisen der Eier von *Lomechusa* sich bemächtigen und sie zu den ihrigen tragen. Auch glaubte ich, mich erinnern zu können, vor 8 Tagen Eier in jenem Neste gesehen zu haben, die größer und länglicher waren als die Ameiseneier.

Diese Vermutung kann heute keinerlei Wert mehr beanspruchen. Wenn ich damals wirklich solche größere Eier gesehen habe, so können es auch männliche Eier von *sanguinea* gewesen sein, die merklich größer sind als die Arbeiterinneneier, und deren Ablage in den normalen Kolonien mehrere Wochen früher erfolgt als jene der letzteren. Die *sanguinea*-Kolonie, aus welcher die Ameisen jenes Beobachtungsnestes entnommen worden waren, gehörte aber zu den normalen, noch nicht infizierten Kolonien; die sechs *Lomechusa* hatte ich erst am 19. Mai aus andern Kolonien hineingesetzt. Dieser Fall von vermeintlichen *Lomechusa*-Eiern scheidet also einfach aus.

2. Mitte Mai 1894 (Exaten) hatte ich zum Studium der »Viviparität« von *Lomechusa* ein eigenes Probenest von *sanguinea* in einer kleinen Kristallisationsschale eingerichtet, das nur wenige Arbeiterinnen ohne Eier und ohne Nesterde, aber mit einem *Lomechusa*-Pärchen enthielt, welches sich wiederholt paarte. Die Glasschale wurde täglich mehrmals sorgfältig mit einer starken Lupe durchmustert. Am 27. Mai vormittags erschien plötzlich, ohne vorheriges Ei, eine ganz junge *Lomechusa*-Larve, erst wenig größer als ein Ameisenei, kurz sackförmig, vorn und hinten ein wenig zugespitzt; das kleine Köpfchen und die sechs Beinchen waren unter der Lupe deutlich sichtbar. Die Larve klebte an der untern Glaswand des Nestes. Am Nachmittag desselben Tages lagen zwei dieser jungen Larven nahe beisammen auf derselben Stelle. Ein Ei war inzwischen im Neste nicht zu sehen gewesen.

Diese ersten Beobachtungen an dem Probeneste sprechen somit entschieden für die Viviparität von *Lomechusa* und gehören daher unter die Serie der Befunde von 1a, nicht unter jene von 1b. Nun kommt erst die »Eientdeckung«[1].

Später am Nachmittag desselben Tages sah ich nahe bei den beiden jungen Ll ein Ei an der Unterwand der Schale kleben. Dasselbe war (nach damaliger Schätzung unter der Lupe) etwa 0,8 mm

[1] Die Arbeit Nr. 45 bezieht sich bereits auf diese Beobachtungen.

lang und 0,3 mm breit, walzenförmig, schwach gebogen, deutlich länger als die Ameiseneier (d. h. als die Arbeitereier). Am 28. Mai morgens war das Ei verschwunden, dafür lag aber eine neue Ll da, die kleiner war als die beiden andern, gestern erschienenen. Ich nahm deshalb damals an, daß das Ei vom Vorabend bereits in eine junge Ll sich verwandelt habe. [Das Ei kann aber auch ein parthenogenetisches Ameisenei gewesen sein[1] (Männchenei von *sanguinea*), von einer der Arbeiterinnen gelegt; sein Verschwinden läßt sich auch daraus erklären, daß es von den beiden jungen Ll während der Nacht aufgefressen wurde.]

Am Morgen des 29. Mai glaubte ich endlich in mein Notizbuch schreiben zu dürfen: »NB.! Jetzt völlige Sicherheit über die Eier von *Lomechusa strumosa*!« Der tatsächlich vorliegende Befund war folgender:

In der Kristallisationsschale lag ein Klümpchen junger Ll, das ich mit einem Pinsel herausholte und sorgfältig unter dem Mikroskop untersuchte. Es enthielt: 1. Eine Ll von fast 2,5 mm Länge; 2. eine von etwa 2 mm; 3. fünf bis sechs sehr kleine, ganz junge Ll von etwa 1 mm; 4. ein Ei, gelblich weiß, »fast doppelt so lang als ein Arbeiterei von *sanguinea*«, lang cylindrisch, schwach gekrümmt, an beiden Polen abgerundet. Da die Ameiseneier relativ kürzer und länglich oval (nicht gekrümmt) zu sein pflegen, glaubte ich dieses Ei mit Sicherheit als das langgesuchte *Lomechusa*-Ei ansprechen zu dürfen.

Eine kleine Ll und das Ei wurden in Alkohol konserviert, die übrigen Ll in das Beobachtungsnest zu den Ameisen zurückgesetzt. Noch am nämlichen Tage sah ich, wie eine der größeren Larven drei oder vier ihrer kleineren Schwestern auffraß (Kannibalismus, s. auch oben S. 310), da ihre normale Nahrung (Eier und junge Larven der Ameisen) ihnen hier nicht zu Gebote stand. Im übrigen wurden sie bereits jetzt aus dem Munde der Ameisen gefüttert.

Als Ergebnis jenes Eifundes glaubte ich damals aufstellen zu dürfen, daß *Lomechusa* nicht vivipar, sondern bloß ovovivipar sei, indem der freie Eizustand nur sehr kurz dauere (höchstens wenige Stunden oder Tage). Jetzt kommt die Kritik dieser Schlußfolgerung auf Grund meines gegenwärtigen Erfahrungsstandpunktes.

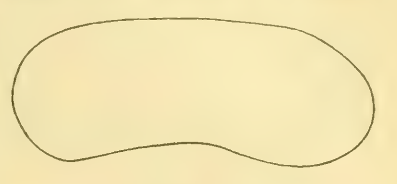
Erstens. Auch wenn jenes Ei ein echtes *Lomechusa*-Ei war, so ist damit noch keineswegs bewiesen, daß *Lomechusa* nor-

[1] Nach den kritischen Befunden am nächstfolgenden Ei ist dies wohl das wahrscheinlichste auch für das erste Ei.

malerweise nur ovovivipar sei. Denn in denselben Brutklümpchen fanden sich ja auch mehrere ganz junge Ll. die etwas länger und breiter als jenes Ei waren und keine Spur einer Eihaut mehr aufwiesen. Hieraus könnte man mit größerem Rechte den Schluß ziehen, daß *Lomechusa* normalerweise wirklich vivipar sei, d. h. bereits von der Eihaut befreite Larven gebäre.

Zweitens. Es sprechen aber auch wichtige Gründe dagegen, daß jenes Ei überhaupt ein *Lomechusa*-Ei war.

Ich habe damals (29. V. 1894) unter der Camera lucida von ABBE bei 50facher Vergrößerung (Zeiß AA, Oc. 2)[1] eine genaue Umrißzeichnung des Eies angefertigt und gebe dieselbe hier (Textfig. A) wieder. Nach der Vergrößerungsstärke berechnet mißt jenes Ei 0,9 mm Länge und 0,344 mm Breite. Die jüngsten, ohne Eihaut erschienenen *Lomechusa*-Larven aber messen 1 mm Länge und 0,6 mm Breite (s. oben S. 326). Das wirkliche *Lomechusa*-Ei müßte also kürzer und breiter sein als jenes ihr mutmaßlich zugeschriebene, anschließend an die mehr rundliche Form der im Eileiter von *Lomechusa* gefundenen Eier (s. oben S. 323).



Textfig. *A*.
Vermeintliches Ei von *Lomechusa* (ZEISS AA, Oc. 2).

Vergleicht man ferner die Maße jenes vermeintlichen *Lomechusa*-Eies mit denjenigen von Ameiseneiern, so zeigt sich nur ein geringer Größenunterschied zwischen ihm und jenen *sanguinea*-Eiern, welche Arbeiterinnen oder Pseudogynen liefern (oben S. 325), deren größte Dimensionen 0,84 × 0,36 (Ameisenlarve bereits durchscheinend) oder 0,86 × 0,4 (Larve nicht sichtbar) waren. Leider habe ich gegenwärtig keine parthenogenetischen männlichen Eier von *F. sanguinea* zur Verfügung, die sicherlich größer sind als die Arbeitereier. Aber ein Vergleich mit den parthenogenetischen männlichen Eiern von *F. pratensis* (oben S. 336) zeigt, daß hier die Unterschiede verschwinden gegenüber dem vermeintlichen *Lomechusa*-Ei, das 0,9 × 0,344 mm mißt, während eines jener *pratensis*-Eier 1,00 × 0,48 mm maß, also sogar noch etwas größer war.

Von entscheidender Bedeutung für die Beurteilung des vermeintlich *Lomechusa* zugehörigen Eies ist endlich der Umstand, daß bei durchfallendem Licht unter dem Mikroskop noch keine

[1] Bei eingezogenem Tubus. Die Vergrößerungsstärke wurde mit dem Objektmikrometer genau festgestellt.

Spur einer Larve zu sehen war, obwohl das Ei bereits nach wenigen Stunden sich in die neugeborene Larve hätte verwandeln sollen! Die Eihaut, welche den reifen Embryo umhüllte, hätte daher nur noch ganz dünn sein dürfen, ähnlich wie bei den reifen Ameiseneiern (s. auch den unter 3 folgenden Fall). Tatsächlich besaß aber das supponierte *Lomechusa*-Ei ein sehr dickes Chorion. Bei dem Versuch (1894), dasselbe nach vorheriger Eosinfärbung einzubetten, schrumpfte es und setzte dann beim Schneiden dem Messer starken Widerstand entgegen, so daß die Schnitte zerrissen[1]. Auf letzteren war außer Stücken der Eihäute nur feinkörniges Dottermaterial zu sehen, aber keine Spur von einer jungen *Lomechusa*-Larve!

Ich glaube deshalb dieses, bei seiner Entdeckung für »ein sicheres *Lomechusa*-Ei« gehaltene Objekt heute nicht mehr als solches anerkennen zu dürfen. Es war höchstwahrscheinlich ein männliches *sanguinea*-Ei, das eine der im Neste befindlichen Arbeiterinnen parthenogenetisch erzeugt und frisch gelegt hatte.

Drittens. Am 12. Juni 1896 (Exaten) hatte ich abermals in einer Kristallisationsschale ein *Lomechusa*-Pärchen, das soeben wiederum copuliert, mit vier Arbeiterinnen von *sanguinea*, einer jungen Arbeiterlarve und sechs Arbeitereiern zusammen gesetzt, um die »Eiablage« von *Lomechusa* zu kontrollieren. Am 14. Juni morgens bemerkte ich in der Glasschale eine sehr kleine (0,8 mm lange und 0,4 mm breite), noch mit einem dünnen Eihäutchen umhüllte Larve, die ich anfangs für eine neugeborene *Lomechusa*-Larve hielt, nach der Untersuchung unter dem Mikroskop jedoch als eine junge Ameisenlarve mit eingekrümmtem Kopfende und ohne »Beinzäpfchen« erkannte. — Wäre diese Larve eine *Lomechusa*-Larve gewesen, so hätte für den vorliegenden Fall Ovoviviparität angenommen werden müssen, da nur Ameiseneier vorher in der Glasschale sich befanden.

Viertens. In dem nämlichen Lubbocknest von *F. sanguinea* zu Luxemburg aus Kol. 3 und 5, in welchem später das unmittelbare Erscheinen jüngster Ll ohne vorherige Eier festgestellt wurde (s. oben S. 345), wurde am 12. Mai 1904, als noch Eierklumpen von Ameisen im Neste waren, ein großes, cylindrisches Ei gesehen, das auf den Arbeitereiern klebte. Am 13. Mai waren bereits mehrere dieser Eier

[1] Die später (seit 1902 und 1903) beim Einbetten und Schneiden chitinöser Objekte von mir angewandte Methode, welche sogar bei den steinharten *Paussus*-Fühlern unversehrte Schnitte lieferte, kannte ich damals noch nicht (s. Nr. **134**, S. 245, Fig. 13 und Nr. **184**, Taf. XV, Fig. 21).

vorhanden, die ich als »*Lomechusa*-Eier?« damals notierte. Sie verschwanden jedoch nach ein paar Tagen wieder — wahrscheinlich von den Ameisen aufgefressen —, ohne daß eine Ll erschien. Es ist kaum zu bezweifeln, daß es männliche Eier von *sanguinea* waren, wahrscheinlich von Arbeiterinnen nach dem Tode der beiden Königinnen gelegt[1].

Zusammenfassung. — Blicken wir zurück auf die unter 4b erwähnten viermaligen Befunde über vermeintliche *Lomechusa*-Eier in künstlichen Formicarien, so zeigt sich, daß keines jener Eier als echtes *Lomechusa*-Ei sich bestätigte. Wäre es bei meinen zahlreichen Zuchtversuchen von *Lomechusa* auch nur ein einzigesmal gelungen, nach der Wegnahme der alten Käfer aus dem Neste noch das Auftreten junger *Lomechusa*-Larven zu beobachten (s. unten S. 356 bei *Atemeles emarginatus*), so wäre für diesen Fall die Entwicklung der Larven aus vorher abgelegten Eiern sicher gewesen. Aber bei *Lomechusa* kam mir ein derartiger Fall niemals vor.

5. Befunde über „Viviparität" oder „Ovoviviparität" von Atemeles in künstlichen Nestern.

Die negativen Befunde über »*Atemeles*-Eier« in den *Formica*-Nestern in freier Natur sind bereits oben (unter 3, S. 327—338) für *Atemeles emarginatus*, *paradoxus*, *pubicollis*, *truncicoloides* und *pratensoides* berichtet worden. Ebenso ist auch (unter 3e, S. 335ff.) der zweimalige Fund eines vermeintlichen Eies von *Atemeles pratensoides* in künstlichen Formicarien schon erwähnt worden; das eine dieser Eier wurde sicher, das andre wahrscheinlich als ein parthenogenetisch erzeugtes männliches Ameisenei erkannt.

Zuchtversuche von *Atemeles* in künstlichen Nestern habe ich mit *At. emarginatus* und *paradoxus* wiederholt angestellt. Von den größeren *Atemeles*-Arten hatte ich keine brutablegenden Pärchen in meinen Beobachtungsnestern zur Verfügung, oder es erschienen wenigstens (bei *At. pubicollis* und *pratensoides*) keine *Atemeles*-Larven in denselben.

5a. Plötzliches Auftreten junger Atemeles-Larven in den Nestern.

Bei meinen Zuchtversuchen mit *At. emarginatus* und *paradoxus* (seit 1890) war es die gewöhnliche Regel, daß die jungen *Atemeles*-

[1] Derselbe erfolgte kurz nach der Nesteinrichtung infolge der Mißhandlungen durch die fremden Arbeiterinnen von einer der beiden Kolonien.

Larven auf den Klumpen der Eier und jungen Ameisenlarven erschienen, ohne daß vorher Eier, die von den Ameiseneiern sich unterschieden, bemerkt worden wären. Jedoch lagen bei diesen Versuchen die Beobachtungsbedingungen niemals so günstig wie bei mehreren Versuchsreihen von *Lomechusa* (s. oben unter 4a, S. 338ff.), wo die Abwesenheit irgendwelcher Eier im Neste sichere Bürgschaft für das wirklich unmittelbare Erscheinen der neugeborenen Larven bot. Bei den Zuchtversuchen mit *Atemeles emarginatus* und *paradoxus* war dagegen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die jungen Larven aus Eiern gekommen waren, die äußerlich von den Ameiseneiern sich nicht unterschieden.

Schon bei meiner ersten Zucht von *Atemeles emarginatus* in einem Beobachtungsneste von *Formica fusca* im April 1890 in Exaten fiel mir das scheinbar unvermittelte Auftreten der jungen *Atemeles*-Larven auf. Am 7. April hatten die *fusca* aus einem Beobachtungsneste von *Myrmica scabrinodis*, das ich mit dem *fusca*-Nest durch eine Glasröhre verbunden hatte, eine Anzahl *Atemeles* geraubt, in ihr Nest getragen und dort sorgfältig gepflegt. Die Paarung der Käfer war vom 7. April an im *fusca*-Neste wiederholt beobachtet worden. Am 28. April bemerkte ich dann auf den Klumpen der jungen Ameisenlarven und Ameiseneier die ersten ganz jungen, etwa 1 mm langen *Atemeles*-Larven klebend. An der sackförmigen Gestalt und den kleinen drei Beinpaaren waren sie von den jüngsten Ameisenlarven leicht zu unterscheiden. Ich knüpfte schon damals an diese Beobachtung die Schlußfolgerung, daß die *Atemeles* entweder ihre Eier direkt an die Brutklumpen der Ameisen legen oder bereits lebendige Larven gebären. In den nächsten Tagen achtete ich dann besonders auf die Eier im Neste (unter der Lupe). Es waren unter denselben kürzere, mehr ovale und längere, schwach gebogene, beide weißlich. Einige der jüngsten *Atemeles*-Larven am 29. April waren nur wenig größer als die letzteren Eier; aber ob diese wirklich *Atemeles*-Eier seien, blieb fraglich. Am 3. Mai waren die ältesten *Atemeles*-Larven etwa 2 mm lang, am 7. Mai 3,5 mm (ihr Wachstum war somit langsamer als dasjenige der *Lomechusa*-Larven, vgl. oben S. 339ff.). Es kamen noch immer ganz junge, etwa 1 mm lange *Atemeles*-Larven nach. Die jungen Ameisenlarven waren seit dem 6. Mai von den *Atemeles*-Larven alle aufgefressen. Eier waren noch immer vorhanden; ob jedoch aus ihnen die jungen *Atemeles*-Larven kamen, blieb dunkel.

5b. Mutmaßliche Eier von Atemeles emarginatus und paradoxus in meinen Beobachtungsnestern.

Über problematische Eier von *At. emarginatus* 1890 wurde soeben schon einiges berichtet. Bei andern Zuchtversuchen von *paradoxus* und *emarginatus* glaubte ich dann Eier beobachtet zu haben, die von den Ameiseneiern in Gestalt oder Färbung sich unterschieden, aber in keineswegs untereinander übereinstimmender Weise, wie folgende Angaben zeigen.

In einem Beobachtungsneste von *Formica rufibarbis*, in welchem ich im April 1890 sechs *At. paradoxus* hielt, die sich wiederholt paarten, bemerkte ich am 8. April, wie eine Arbeiterin ein Objekt im Maule hielt, das aussah wie ein großes Ameisenei, aber viel dicker und fast kugelförmig war, und an dessen einem Pol bereits der Kopf einer jungen Larve heraussah. Die übrigen in jenem Beobachtungsnest seit $2^1/_2$ Tagen vorhandenen Eier und jungen Larven waren Ameiseneier bzw. -larven. Die dunklere, gelbe Färbung und mehr kugelförmige Gestalt jenes Objektes ließ keine Verwechslung mit einem Ameisenei oder mit einer eben ausschlüpfenden Ameisenlarve zu. Leider konnte ich die Beobachtung unter der Lupe nur kurze Zeit fortsetzen, weil die Ameise mit jenem Gegenstand im Maule flüchtete und sich versteckte. Am 9. April sah ich an einer jungen Ameisenlarve im Neste ein gelbes, rundes Ei kleben, ähnlich dem am vorigen Tage gesehenen Objekt. Ich glaubte damals, dieses Ei als das mutmaßliche *paradoxus*-Ei ansehen zu müssen. Beide Objekte verschwanden in der nächsten Woche wieder, ohne *Atemeles*-Larven zu liefern; solche erschienen in diesem Beobachtungsneste überhaupt nicht. Es bleibt also fraglich, ob die Deutung jener Objekte als *Atemeles*-Eier richtig war; parthenogenetische Ameiseneier — wie die vermeintlichen Eier von *Lomechusa* (oben unter 4b, S. 348ff.) und von *Atemeles pratensoides* (S. 335ff.) — waren es jedenfalls nicht.

Ein mutmaßliches Ei von *Atemeles emarginatus* sah ich am 8. Mai 1901 (Luxemburg) in einem Lubbocknest von *Formica fusca*, in welchem ich mehrere dieser Käfer gehalten hatte, von denen einer noch lebte: auf einem Klumpen weißer Ameiseneier klebte ein zitronengelbes Ei von derselben Größe, aber etwas schmaler zylindrisch. Von da ab untersuchte ich das Nest täglich auf das Erscheinen einer jungen *Atemeles*-Larve; aber es erschienen nur Ameisenlarven, die erste am 11. Mai. Es bleibt also abermals recht fraglich, ob das dem *At. emarginatus* zugeschriebene Ei wirklich ein solches

war, zumal es viel schmaler war als das obige vermeintliche *paradoxus*-Ei; vielleicht war es trotz der gelblichen Färbung doch nur ein Ameisenei gewesen.[1]

In einem unten (unter 5c) näher zu erwähnenden Lubbocknest von *F. truncicola* mit *fusca* (Luxemburg) sah ich am 13. Mai 1901, wie eine *fusca* ein großes, weißes Ei von fast 1 mm Länge im Maule trug; am 14. Mai war es schon wieder verschwunden (wahrscheinlich aufgefressen). Ob dieses Ei von der *truncicola*-Königin gelegt war, oder ob es von einem der drei damals noch anwesenden *Atemeles emarginatus* stammte, bleibt zweifelhaft; in der Färbung unterschied es sich jedenfalls nicht von den Ameiseneiern; vermutlich war es ein männliches Ameisenei.

Es sind somit von *Atemeles emarginatus* und *paradoxus* nur zweifelhafte Eier von mir beobachtet worden, und zwar Eier von widersprechender Größe, Gestalt und Färbung. An und für sich hätte das obenbeschriebene *paradoxus*-Ei am meisten Wahrscheinlichkeit für sich. Die folgenden Beobachtungen lassen es jedoch fraglich erscheinen, ob die wirklichen Eier von *Atemeles* — wenigstens jene von *emarginatus* — in ihrem Äußern sich überhaupt merklich von den Eiern ihrer Wirtsameise unterscheiden.

5c. Auftreten junger Atemeles-Larven nach Fortnahme der alten Atemeles (emarginatus).

1. In einem Lubbocknest (Luxemburg 1901), das eine junge natürliche Adoptionskolonie von *Formica truncicola* (Königin) mit *fusca* (Arbeiterinnen) enthielt[2], waren von Mitte April an auch drei *Atemeles emarginatus* aufgenommen worden, die sich wiederholt paarten (am 8. Mai, 11. Mai usw.). Zwei dieser Käfer waren am 19. Mai von den *fusca* aufgefressen. Den dritten und letzten nahm ich am 26. Mai aus dem Neste fort, als die erste, etwa 1,3 mm lange *Atemeles*-Larve auf dem etwa 20 Eier umfassenden Eierklumpen erschien, der von der *truncicola*-Königin stammte, welche ihre ersten Eier (Arbeitereier) seit dem 13. Mai zu legen begonnen hatte. Am 29. Mai zählte ich 18—20 Eier in dem Eierklumpen, auf welchem wieder zwei neue *Atemeles*-Larven klebten, eine von etwa 1,2 mm,

[1] In demselben Lubbocknest befanden sich auch mehrere *Myrmetes piceus* Payk. (Histeride), aus *rufa*-Nest hineingesetzt. Dem *Myrmetes*, der nur zu den Synoeken gehört, kann jenes auf den Eiern der Ameisen klebende Ei wohl noch weniger zugeschrieben werden.

[2] S. über dieses Nest die Beobachtungen und Versuche in Nr. **146**, S. 131ff.

die andre von etwa 1 mm (nach der damaligen Schätzung 0,9 mm)[1]. Diese beiden *Atemeles*-Larven müssen also aus Eiern sich entwickelt haben, welche das am 26. Mai herausgenommene *Atemeles*-Weibchen gelegt hatte; denn die letzte der drei *Atemeles*-Larven konnte als solche erst 1—2 Tage alt sein, die vorletzte 2—3 Tage; der Eizustand hatte also wenigstens 1—2 Tage gedauert. Trotzdem hatte ich bei sorgfältiger Untersuchung mit der Lupe (seit dem 26. Mai) kein Ei im Neste finden können, das von den Eiern des Eierklumpens der Königin sich unterschied! Ich zog aus dieser Beobachtung schon 1905[2] den Schluß: »Hiermit dürfte festgestellt sein, daß *Atemeles* nicht vivipar ist, obwohl der Eizustand nur sehr kurze Zeit zu dauern scheint.« — Selbstverständlich kann diese Schlußfolgerung zunächst nur für *Atemeles emarginatus* gelten, und auch bei diesem nur für den vorliegenden Fall; denn das unvermittelte Auftreten junger Larven in andern Fällen (s. oben unter 5a) könnte auch Übergänge von Ovoviviparität zur Viviparität aufweisen.

Nach dem 29. Mai erschienen keine neuen *Atemeles*-Larven mehr in diesem Beobachtungsneste. Ein längerer Eizustand als von 1—2 oder höchstens 3 Tagen läßt sich also für *Atemeles emarginatus* aus diesen Beobachtungen nicht ableiten.

2. In einem Lubbocknest von *Formica fusca* (Luxemburg 1903), in welchem ich drei *Atemeles emarginatus* gehalten hatte, von denen ein Weibchen noch lebte, bemerkte ich am 1. Juli außer drei Eiern, die von den Ameiseneiern (Arbeitereiern) sich nicht unterschieden, zwei junge, ungefähr 2 mm lange *Atemeles*-Larven; an den vorhergehenden Tagen waren sie mir wegen ihrer Kleinheit noch entgangen. Am 2. Juli wurden acht Eier, von Ameiseneiern nicht zu unterscheiden, und vier *Atemeles*-Larven im Neste gesehen; außer den zwei gestrigen, die etwa 2,5 mm lang waren, noch zwei ganz kleine. Es sei bemerkt, daß vor 8 Tagen noch keine Eier im Neste gewesen waren, welches zwei *fusca*-Königinnen und ein *Atemeles*-Weibchen enthielt außer den alten *fusca*-Arbeiterinnen; aus den früher gelegten Eiern der Königinnen stammend waren eine Anzahl frischentwickelter Arbeiterinnen und einige junge Arbeiterlarven vorhanden. Ich nahm jetzt, am 2. Juli, den *Atemeles* aus dem Neste heraus; wenn dann noch

[1] Die hier unter 5a und 5c notierten Maße der jüngsten *Atemeles*-Larven sind wahrscheinlich etwas zu niedrig, da die jüngsten von mir konservierten Larven von *At. paradoxus* alle über 1 mm lang sind (s. oben S. 328 ff.).

[2] Nr. **146**, S. 132, Anm. 2.

neue *Atemeles*-Larven nachkamen, so mußten sie aus vorher abgelegten Eiern stammen. In der Tat waren am 4. Juli sechs *Atemeles*-Larven da, von denen die zwei neuen noch sehr klein waren. Am 6. Juli waren wiederum zwei neue, kleine *Atemeles*-Larven hinzugekommen; drei der übrigen waren unterdessen von den drei größten, jetzt 4 mm langen *Atemeles*-Larven aufgefressen worden. Es waren somit bisher im ganzen acht *Atemeles*-Larven erschienen, von denen vier aus Eiern nach Wegnahme des *Atemeles*-Weibchens sich entwickelt haben mußten. Von da an kamen keine jungen *Atemeles*-Larven mehr nach.

Es ist also für diesen Fall wiederum nachgewiesen, daß *Atemeles emarginatus* nicht vivipar, sondern nur ovovivipar ist, und daß der freie Eizustand 1—3 Tage dauert. Da ich während dieser Zeit keine Eier im Neste entdecken konnte, die von den Ameiseneiern sich unterschieden, und da nach der Herausnahme des alten Käfers einstweilen keine neuen Eier im Neste mehr erschienen waren, ist es ferner sehr wahrscheinlich, daß die *Atemeles*-Eier den Ameiseneiern zum Verwechseln ähnlich sehen. Allerdings ist bei dieser Beobachtungsreihe wie bei der vorigen von 1901 zu bemerken, daß der letzte alte *Atemeles* von den Ameisen schließlich vernachlässigt und nicht mehr gefüttert worden war. Es bleibt daher immerhin noch fraglich, ob hier nicht die Eiablage des *Atemeles* auf anormalen Verhältnissen beruhte, indem durch mangelhafte Ernährung die Entwicklung der Eier im Eileiter ungewöhnlich verlangsamt wurde.

3. Am 7. Juni 1906 (Luxemburg) hatte ich eine größere Anzahl Arbeiterinnen mit Eierklumpen aus mehreren *fusca*-Kolonien in freier Natur geholt, um Versuchsnester für die Aufnahme von *rufa*-und *pratensis*-Königinnen bei Arbeiterinnen von *fusca* einzurichten (s. Nr. **162**, S. 359 ff.). In dem Versuchsneste a, einem kleinen Janet-schen Gipsnest, in welches ich am 8. Juni eine junge *rufa*-Königin gesetzt und dann etwa 60 Arbeiterinnen von *fusca* mit zahlreichen Eierklumpen hatte einwandern lassen, bemerkte ich am 18. Juni plötzlich eine etwa 4 mm lange Larve von *Atemeles emarginatus*, welche höchstens 9—10 Tage alt sein konnte. Da ich keinerlei Anhaltspunkte dafür habe, daß diese Larve erst nachträglich in das Beobachtungsnest hineingesetzt worden wäre, muß ich annehmen, daß sie sich aus einem der am 7. Juni mitgebrachten Eier entwickelt hat Also hätte der freie Eizustand dieser Larve wenigstens 1—2 Tage gedauert.

Ich schloß damals aus dieser Beobachtung in Übereinstimmung mit den vorher erwähnten, daß *Atemeles emarginatus* **nicht vivipar, sondern bloß ovovivipar sei,** in dem Sinne, daß der freie Eizustand nur wenige Tage dauert. Heute muß ich beifügen: es bleibt noch unentschieden, ob nicht trotzdem bei *At. emarginatus* Übergänge zur Viviparität vorkommen. Es ist wahrscheinlich, daß bei reichlicher Fütterung der *Atemeles*-Weibchen durch die Ameisen die Entwicklung der Eier beschleunigt, im entgegengesetzten Falle aber verlangsamt wird. Gegen Ende der Fortpflanzungszeit wurden in meinen Beobachtungsnestern von *fusca* die alten *Atemeles* von den naschhaften Ameisen sehr oft gewaltsam behandelt und aufgefressen, nicht mehr sorgfältig gepflegt wie in den ersten Wochen ihrer Aufnahme. Da aber die ersten *emarginatus*-Larven in den *fusca*-Nestern in freier Natur schon Anfang Mai auftreten, wäre durch weitere Experimente zu prüfen, ob bereits um diese Zeit nach Fortnahme der alten Käfer noch junge *Atemeles*-Larven im Neste nachkommen. Erst dann wäre die Viviparität für *Atemeles emarginatus* als widerlegt anzusehen.

6. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen über Viviparität oder Ovoviviparität von Lomechusa und Atemeles.

Es ist nicht leicht, aus einer so großen Menge teilweise einander scheinbar widersprechender Befunde, kurze, klare und zugleich kritisch haltbare Schlußfolgerungen zu ziehen. Vor allem müssen wir uns dabei vor allen zu weitgehenden Verallgemeinerungen sorgfältig hüten. Nachdem ich mein über ein Vierteljahrhundert sich erstreckendes, in den stenographischen Tagebuchnotizen enthaltenes Material über diesen Gegenstand nochmals durchstudiert und die Hauptpunkte aus demselben hier im Abschnitte B, Kap. 1—5 kurz zusammengestellt habe, sehe ich ein, daß ich nicht bloß 1888 irrte, wo ich (Nr. 5, S. 306 [62 Sep.]) über die vermeintliche Eiablage von *Lomechusa* in der Erde des Nestes berichtete, sondern daß auch 1897, wo ich (Nr. **70**, S. 277) den Satz aufstellte, »sowohl *Lomechusa* als *Atemeles* müssen als vivipar bezeichnet werden«, sowie auch 1908, wo ich (Nr. **162**, S. 290, Anm. 1) schrieb, »*Lomechusa* und *Atemeles* sind wahrscheinlich ovovivipar, d. h. sie legen Eier, aus denen bereits nach kurzer Zeit die junge Larve schlüpft« — zu stark verallgemeinert und deshalb nicht das Richtige getroffen wurde. Wir müssen zwischen *Lomechusa* und *Atemeles* unterscheiden und dürfen auch nicht sämtliche *Atemeles*-Arten einander völlig gleichstellen:

1. Gemeinschaftlich für *Lomechusa* und *Atemeles* gilt bloß, daß ihr erstes, auf den Eierklumpen der Ameisen auftretendes Larvenstadium sehr ähnlich ist[1], und daß bisher keine Eier derselben zuverlässig bekannt sind, die von den Ameiseneiern sich äußerlich unterscheiden lassen.

2. Für *Lomechusa strumosa* allein gilt, daß bei mehreren Zuchtversuchen überhaupt keine Eier (auch keine Ameiseneier) in den Beobachtungsnestern zu finden waren, während immer noch junge *Lomechusa*-Larven erschienen.

3. Für *Lomechusa strumosa* allein gilt, daß bei den wiederholten Untersuchungen des zugleich mit den jüngsten *Lomechusa*-Larven in freier Natur gefundenen Brutmaterials nicht bloß keine von den Ameiseneiern abweichenden Eier gefunden wurden, sondern auch sämtliche Eier, in denen eine Larve bereits erkennbar war, als Ameiseneier sich herausstellten, sowie daß die in künstlichen Versuchsnestern vereinzelt beobachteten vermeintlichen *Lomechusa*-Eier ziemlich sicher nur parthenogenetische Ameiseneier waren.

4. Aus der Kombination dieser Tatsachengruppen von 2. und 3. ergibt sich mit hinreichender Zuverlässigkeit der Schluß: also ist *Lomechusa strumosa* normalerweise vivipar, d. h. sie bringt gewöhnlich direkt junge Larven zur Welt, deren Eihaut wahrscheinlich bei der Geburt abgestreift wird.

Wenden wir uns nun zu den *Atemeles*-Arten, und zwar zuerst zu den größeren:

5. Für *Atemeles pratensoides* ist nur festgestellt, daß in freier Natur zur Zeit der gewöhnlichen Brutablage keine Eier gefunden wurden, die trotz sorgfältiger Untersuchung von den Ameiseneiern (diesmal parthenogenetische, männliche Eier) sich unterscheiden ließen, sowie, daß ein in Versuchsnestern zweimal beobachtetes vermeintliches *Atemeles*-Ei ziemlich sicher nur ein ebensolches Ameisenei war. Junge *Atemeles*-Larven erschienen in diesen Fällen überhaupt nicht. Wie dieselben auftreten, ob unmittelbar oder nach einem kurzen freien Eizustand, ist daher noch unaufgeklärt. Wahrscheinlich schließt sich jedoch *At. pratensoides* in seiner Fortpflanzungsweise an *pubicollis* und *truncicoloides* an.

6. Für *Atemeles pubicollis* ist bloß festgestellt, daß in dem zugleich mit den jüngsten Larven in freier Natur gefundenen Brutmaterial keine Eier sich fanden, die von den sicheren Ameiseneiern sich

[1] Aber nicht gleich; denn das eigentliche Stadium I konnte ich nur bei den *Lomechusa*-Larven finden. S. unter C, Kap. 3 und 5.

unterschieden, so daß hier die jungen *Atemeles*-Larven unvermittelt aufzutreten schienen.

7. Für *Atemeles pubicollis truncicoloides* ist durch mehrere successive Funde in einer Kolonie festgestellt, daß im Brutmaterial zugleich mit den jüngsten *Atemeles*-Larven keine Eier zu treffen waren, die von den wenigen überhaupt noch vorhandenen Ameiseneiern sich unterscheiden ließen. Hier ist auf Grund des vorliegenden Beobachtungsmaterials das unmittelbare Auftreten neugeborener *Atemeles*-Larven sehr wahrscheinlich, obwohl nicht so zuverlässig bewiesen wie bei *Lomechusa*.

Nun erübrigen noch unsre beiden kleineren *Atemeles*-Arten:

8. Für *Atemeles paradoxus* steht nur fest, daß bei wiederholten Untersuchungen des Brutmaterials aus Nestern in freier Natur zugleich mit den jüngsten *Atemeles*-Larven keine Eier gefunden wurden, die von den Ameiseneiern zuverlässig zu unterscheiden waren; ferner, daß jene Eier, in denen der Embryo bereits deutlich erkennbar war, sämtlich Ameiseneier zu sein schienen. Aus künstlichen Nestern liegen keine Beobachtungen vor, welche für die Ovoviviparität dieser Art sprechen, indem die vermeintlichen *paradoxus*-Eier sich nicht als echt bestätigen ließen. Die Wahrscheinlichkeit ist somit einstweilen für die Viviparität von *paradoxus*, obwohl Übergänge zur Ovoviviparität nicht ausgeschlossen sein dürften.

9. Bei *Atemeles emarginatus* wurden zwar in dem aus Nestern in freier Natur untersuchten Brutmaterial ebenfalls keine Eier gefunden, die von den Ameiseneiern sich unterscheiden ließen; ferner blieben auch die in künstlichen Nestern beobachteten vermeintlichen *emarginatus*-Eier bezüglich ihrer Deutung zweifelhaft. Dagegen gelang es in drei Fällen, nach dem Fortnehmen der alten *Atemeles* aus dem Versuchsneste noch einige junge Larven zu erhalten, die aus vorher abgelegten Eiern gekommen sein müssen, und deren Eizustand auf 1 bis 3 Tage zu schätzen war. Für *At. emarginatus* ist somit wenigstens in einigen Fällen Ovoviviparität direkt nachgewiesen; Übergänge zur Viviparität sind jedoch für andre Fälle, wo am Beginn der Larvenperiode junge Larven in den Versuchsnestern unvermittelt aufzutreten schienen, noch keineswegs ausgeschlossen.

Hieraus ergibt sich als Zusammenfassung der Schlußfolgerungen:

10. Nur für *Lomechusa strumosa*, die auf der höchsten Stufe der symphilen Anpassung steht, ist bisher Viviparität als normale

Fortpflanzungsweise mit hinreichender Zuverlässigkeit nachgewiesen. Für *Atemeles emarginatus* dagegen, der unter seinen Verwandten auf der niedrigsten Stufe der symphilen Anpassung steht und auch morphologisch (in seiner Halsschildform) am weitesten vom *Lomechusa*-Typus abweicht, ist wenigstens in einigen Fällen umgekehrt Ovoviviparität zuverlässig konstatiert. Für die größeren *Atemeles*-Arten (*pubicollis*-Gruppe), welche auch morphologisch am meisten an *Lomechusa* sich annähern, ist es wahrscheinlich, daß sie auch in ihrer Fortpflanzungsweise der Viviparität sich nähern; und zwar ist es für *At. truncicoloides* nach dem bisherigen Beobachtungsmaterial am wahrscheinlichsten. *Atemeles paradoxus* endlich, der einerseits an *emarginatus* (*emarginatus*, Form *foveicollis* Wasm.), andererseits an *pubicollis* (*paradoxus*, Form *laticollis* Wasm.) sich annähert, nimmt wahrscheinlich auch in seiner Fortpflanzungsweise eine Mittelstellung zwischen beiden Gruppen ein. Da zwischen Ovoviviparität und Viviparität je nach der langsameren oder rascheren Entwicklung der Eier im Eileiter mannigfache Übergänge vorkommen können, so werden bei den kleineren *Atemeles*-Arten je nach den Ernährungsverhältnissen vielleicht beide Fortpflanzungsweisen auftreten.

C. Übersicht über die Entwicklungsstände von Lomechusa und Atemeles.

(Hierzu Taf. IX—X.)

Da der Hauptzweck der vorliegenden Arbeit ein biologischer, kein morphologischer, ist, wird auf die Detailbeschreibung der Larven- und Puppenstadien hier kaum eingegangen. Die Stadien werden nur kurz charakterisiert und Bemerkungen über Lebensweise und Entwicklungsdauer beigefügt.

1. Eier.

(Siehe B, Kap. 1—6.)

Hier ist nur vom freien Eizustand die Rede. Für *Lomechusa strumosa* ist ein solcher normalerweise höchstwahrscheinlich nicht vorhanden, indem die Eihaut bereits bei der Geburt abgestreift wird (Viviparität). Bei *Atemeles emarginatus* ist ein freier Eizustand mehrmals indirekt konstatiert (B, 5, c), dauert jedoch höchstens wenige Tage (Ovoviviparität). Wahrscheinlich sind die wirklichen Eier von *Atemeles* den Ameiseneiern sehr ähnlich. Vermeintliche *Atemeles*-Eier die in Größe, Form oder Färbung von den Ameiseneiern abwichen wurden zwar mehrmals beobachtet, blieben aber in ihrer Deutung

zweifelhaft. Die vermeintlichen *Lomechusa*-Eier, die ebenfalls beobachtet wurden (B, 4, b und Textfig. *A*, S. 351), waren ziemlich sicher nur Ameiseneier.

Also: Eier sowohl für *Lomechusa* wie für *Atemeles* unbekannt.

2. Allgemeines über die Larvenstadien.

(Siehe A, Kap. 1, 5 u. 6; B, Kap. 2—6.)

Bei der Brutablage von *Lomechusa* und *Atemeles* werden die jungen Larven (bzw. die Eier) von den Elterntieren an die Brutklumpen der Ameisen abgelegt oder bei ihrer Geburt von den Ameisen in Empfang genommen und dorthin gebracht. Tatsächlich finden sich die jüngsten Larvenstadien, die noch keiner selbständigen Bewegung fähig sind, stets auf den Brutklumpen der Wirte, oder untereinander zu Klümpchen zusammengeklebt gleich der jungen Ameisenbrut.

Den Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* sind folgende Eigentümlichkeiten gemeinschaftlich:

Die von andern Staphylinidenlarven völlig abweichende Körperform der Larvenstadien, die von der anfänglichen kurz kahnförmigen bzw. sackförmigen Gestalt (Stadien I und II) durch ein Übergangsstadium (III) zu der definitiven lang walzenförmigen Form (Stadium IV) übergeht. Gemeinschaftlich sind ihnen auch die kurzen Beine, die sehr kurzen Fühler, die kurze Beborstung und das Fehlen von Augenpunkten in allen Stadien. Erst mit dem Beginn des definitiven Formstadiums IV sind die Larven einer selbständigen Ortsbewegung fähig, machen aber auch dann für gewöhnlich keinen Gebrauch von ihren Beinen, sondern liegen in gekrümmter Haltung unbeweglich wie Ameisenlarven zwischen der Brut ihrer Wirte. Hierin ist eine instinktive Nachahmung des Benehmens der Ameisenlarven zu sehen, eine »aktive Mimikry«, welche mit der Pflege der Adoptivlarven durch die Ameisen zusammenhängt. Die erwachsenen *Lomechusa*-Larven kriechen nur äußerst selten im Neste umher, wenn sie nämlich von den Ameisen vernachlässigt oder sonst beunruhigt werden; bei den erwachsenen *Atemeles*-Larven beobachtet man die selbständige Bewegung etwas häufiger, aber auch nur ausnahmsweise.

Die Ernährungsweise der Larven ist eine doppelte: eine räuberische, durch Auffressen der Eier und jungen Larven der Ameisen, und eine symphile, durch Fütterung aus dem Munde der Ameisen. Bis zum Beginn des IV. Stadiums überwiegt die erstere Ernährungsweise, von da an die letztere; beide Ernährungsweisen kommen aber auch zugleich vor. Bei der Verpuppung werden die Larven gewöhn-

lich von den Ameisen durch »Einbettung« unterstützt (s. oben S. 342), gleich den *Formica*-Larven, die einen Kokon spinnen. Bei den *Lomechusa*-Larven kommt es nur sehr selten vor, daß sie selbständig zur Verpuppung in die Erde sich einbohren, bei *Atemeles*-Larven etwas häufiger. Absolut notwendig ist für beide die Mithilfe der Ameisen durch Einbettung nicht. Das Wachstum der *Atemeles*-Larven ist etwas langsamer als dasjenige der *Lomechusa*-Larven. Die Verpuppung erfolgt in einer fast kugelförmigen Erdhöhle (Puppenwiege), die von der Larve mit einem feinen Seidengespinste ausgekleidet wird. Der Käfer bleibt in derselben bis zur Erhärtung des Chitinskelets, da er sonst von den Ameisen bei der Beleckung zerrissen würde.

Gemeinschaftlich ist den Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* auch die Färbung, welche in den Stadien I bis III rein weiß ist, im Stadium IV bei den *Lomechusa*-Larven hell weißgelb wird, im Stadium IV bei den *Atemeles*-Larven satter weißgelb bis gelblich.

3. Larvenstadien von Lomechusa strumosa.

(Taf. X, Fig. 15—22 u. Fig. 24—27.)

Stadium I (Taf. X, Fig. 15). (Vor der ersten Häutung der Larve.) 0,9—1,4 mm lang, ziemlich breit und kurz kahnförmig, unten flach, oben stark gewölbt, etwas mehr als halb so breit wie lang, ungefähr halb so hoch wie lang (Detailmaße s. oben S. 326). Segmentierung der Körperwand namentlich bei seitlicher Ansicht sehr deutlich. Kopf ziemlich groß, die Beine noch in Hauttaschen steckend, kurz zapfenförmig. Beborstung des ganzen Körpers ziemlich rauh, verhältnismäßig dicht und grob im Vergleich zum Stadium II, aber immerhin absolut genommen fein und kurz.

Daß eine erste Häutung bei einer Größe von etwa 1,4 mm stattfindet, ist nicht direkt beobachtet, sondern geschlossen aus der verschiedenen Gestalt und Behaarung der Stadien I und II. Die zweite Häutung, welche bei *Atemeles truncicoloides* direkt konstatiert wurde, kommt bei der *Lomechusa*-Larve sicher ebenfalls vor, da sie den Übergang von der sackförmigen zur walzenförmigen Körpergestalt und eine bedeutende Vermehrung der Borsten bedingt; bei der Larve von *At. truncicoloides* erfolgt sie bei einer Länge von etwa 2 mm, bei der *Lomechusa*-Larve erst bei einer Länge von etwa 2,8 mm, entsprechend der verschiedenen Größe beider Larvenarten am Ende des Stadiums II.

Stadium II (Taf. X, Fig. 16). (Vor der zweiten Häutung der Larve.) 1,5—2,8 mm lang, elliptisch sackförmig, etwas mehr als doppelt so lang wie breit, Breite und Höhe ungefähr gleich. Die Larv

dieses Stadiums ist wie aufgeblasen, so daß an den Kurven der Körperwand keine Segmentgrenzen deutlich sichtbar werden. Der Kopf ist schärfer abgesetzt als im Stadium I, wegen des größeren Körperumfangs relativ kleiner als dort, die Beine treten als kleine, aber noch ungegliederte, kurz kegelförmige Zäpfchen vor. Die Beborstung des Körpers ist viel spärlicher als im Stadium I, ungefähr ebenso kurz wie dort; dagegen ist sie im folgenden Stadium (III) wenigstens viermal dichter als im Stadium II, also muß eine Häutung dazwischenliegen.

Stadium III (Taf. X, Fig. 17). (Nach der zweiten Häutung.) 2,8—3,5 mm. — Dieses Stadium vermittelt den Übergang zur definitiven, walzenförmigen, deutlich geringelten Gestalt der Larve. Ob am Schlusse dieses Stadiums noch eine dritte Häutung stattfindet, konnte ich nicht feststellen. Im Beginn des Stadiums III ist die *Lomechusa*-Larve zwar schon deutlich geringelt, aber noch nicht gekrümmt, sondern gerade ausgestreckt, oben flachgedrückt, hinten stärker zugespitzt als vorn, nur etwa $3^1/_2$ mal so lang wie breit; der Kopf ist noch sehr wenig abgesetzt, eng an den Prothorax gerückt, oben dreieckig eingedrückt; die Beine sind spitz kegelförmig, unter dem Mikroskop bereits in Schenkel, Schiene und Tarsus undeutlich gegliedert, noch nicht gebogen, sondern steif vorgestreckt; die Behaarung ist kurz, abstehend, dicht und fein, viel dichter als im Stadium II; so bleibt die Behaarung von da an bis zum Schlusse des Larvenwachstums. Diesem frühen Stadium III entspricht Taf. X, Fig. 17 der *Lomechusa*-Larve und Taf. X, Fig. 29 der Larve von *At. truncicoloides*; erstere ist 3 mm lang, letztere 2,3 mm. Die *Lomechusa*-Larve in Fig. 18, die bei einer Länge von kaum 3,2 mm schon schwach gekrümmt und (bei Oberansicht) stärker walzenförmig ist, zeigt die weitere Entwicklung des Stadiums III; der Kopf ist bereits weniger flach, die Beine minder steif abstehend; sie nähert sich dem folgenden Stadium.

Stadium IV (Taf. X, Fig. 19—20 und 24—27). 3,5—11 mm[1]. — Dieses Stadium umfaßt den längsten Teil des Larvenwachstums, mindestenes $^3/_4$ desselben, also ungefähr 8 Tage. Wesentliche Änderungen der Körperform und der Behaarung gehen jetzt nicht mehr vor, sondern es erfolgt nur eine stärkere Ausprägung des definitiven Typus. Die Larve wird bei zunehmender Größe schlanker, tiefer geringelt, der Kopf relativ größer und schärfer abgesetzt, die Beine schlanker, stärker gekrümmt und schärfer gegliedert. Vgl.

[1] Bei ausgestrecktem Körper, namentlich wenn die Larve kriecht, ist sie natürlich länger als in der bogenförmig gekrümmten Normalstellung, wo sie nur etwa 10 mm mißt.

Fig. 19, welche eine 5 mm lange *Lomechusa*-Larve darstellt, mit der Fig. 20 der erwachsenen Larve. Daß während dieser Periode noch eine Häutung stattfindet, ist nicht beobachtet; unter den Hunderten von Larven dieses Stadiums fand ich nie eine abgestreifte Larvenhaut. Aus der starken Größenzunahme während dieses Stadiums läßt sich trotzdem auf eine nochmalige Häutung schließen.

Direkt beobachtet ist also nur eine Häutung der Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* während ihrer Wachstumsperiode, nämlich die als zweite Häutung bezeichnete am Schlusse des Stadiums II. Die erste Häutung am Schlusse des Stadiums I, die dritte am Schlusse des Stadiums III und die vierte im Verlauf des Stadiums IV beruhen auf Schlußfolgerungen.

Stadium V (Taf. X, Fig. 21). — Die erwachsene Larve in der Puppenhöhle in der Vorbereitung zur Verpuppung. Der Körper zieht sich zusammen, wird kürzer und breiter, und an den Ventralsegmenten erscheinen dunkel (bräunlich) pigmentierte Schilder. Bevor ich zu den Larvenstadien von *Atemeles* übergehe, seien hier noch gegeben einige:

4. Nähere Bemerkungen über Stadium IV der Lomechusa-Larve. (Taf. X.)

4a. Äußere Morphologie.

Diese Larvenform von *Lomechusa* ist schon 1883 von J. Sahlberg[1] näher beschrieben, von L. Ganglbauer 1895 in den II. Band seiner »Käfer Mitteleuropas« aufgenommen und von mir seit 1890 (Nr. **11**) wiederholt beschrieben und abgebildet worden. Ich beschränke mich daher hier auf einige ergänzende Angaben.

Die äußere Gliederung (Taf. X, Fig. 20) zeigt 14 Abschnitte, Kopf (1 Segment), Thorax (3), Hinterleib (10), wobei das letzte Glied ein kegelförmiges Analzäpfchen darstellt.

Die Fühler[2] der erwachsenen *Lomechusa*-Larve (Taf. X, Fig. 22) sind äußerst kurz, papillenförmig, nur $^1/_{100}$ der Körperlänge messend; bei der 10—11 mm langen Larve sind sie 0,1 mm (etwa 110 μ, mit dem Ocularmikrometer gemessen) lang. Sie entspringen aus einer seichten Grube jederseits über den Oberkiefern (der vortretende Grubenrand ist von dem wirklichen Basalgliede deutlich zu unterschei-

---

[1] Medd. Soc. Faun. et Fl. Fennica IX., S. 89—93 und Taf.

[2] In Ganglbauer, Käfer Mitteleuropas II., S. 115 ist sowohl die Beschreibung der Fühler der *Lomechusa*-Larve (nach Sahlberg) auf Grund obiger Untersuchung zu berichtigen, als auch die Angaben über die Fühler der Larve von *At. pubicollis*, deren Fühlerbildung mit jener der Larve von *At. paradoxus* (Nr. **5**, S. 81 Separ.) tatsächlich übereinstimmt.

den!). Sie sind nur zweigliedrig, kaum länger als breit, das erste Glied kurz ringförmig, das zweite ein wenig länger, etwas kürzer als breit, walzenförmig mit gerundeten Seiten; das zweite Glied endet in einen stumpf kegelförmigen Vorsprung, der von kurzen, konvergierenden Borsten umgeben ist; daneben steht lateral an der breiten Spitze des Gliedes ein deutlich abgesetztes, spitz kegelförmiges, etwas weiter vorragendes Anhangsglied, das so lang wie breit ist; dieses Anhangsglied darf jedoch nicht als drittes Fühlerglied, sondern nur als laterale Endpapille des zweiten Gliedes gerechnet werden. Das erste, ringförmige Glied trägt einen Kranz von vier längeren Borsten.

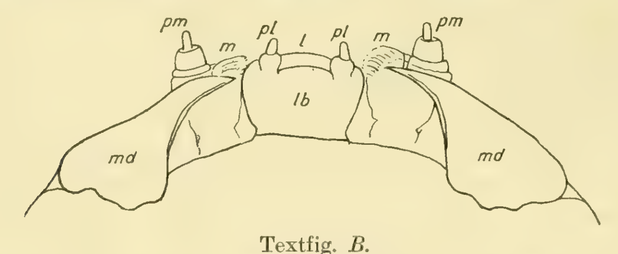
Im Vergleich zur erwachsenen Larve von *Atemeles paradoxus* (Nr. 5, S. 325 [81 Sep.]) ist das zweite Fühlerglied der *Lomechusa*-Larve etwas kürzer und dicker; sonst finde ich keine Unterschiede.

Vergleicht man die Fühlerbildung der Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* mit derjenigen andrer Staphylinidenlarven, so erkennt man sofort ihre starke Reduktion. Die Larven der nahe verwandten Aleocharinengattung *Dinarda* haben ziemlich lange, dreigliedrige Fühler (s. Nr. 9, S. 160—161, u. Fig. 2)[1], die Larven der *Oxytelini* dreigliedrige, jene der *Staphylinini* viergliedrige, relativ lange Fühler. Der Besitz eines Anhangsgliedes — das bei der *Dinarda*-Larve an der Spitze des vorletzten Fühlergliedes steht — ist allen Staphylinidenlarven gemeinsam (s. GANGLBAUER II., S. 9); deshalb darf dasselbe auch bei den Larven von *Lomechusa* und *Atemeles*, wo es dem letzten Fühlergliede angefügt ist, nicht als solches mitgezählt werden. In der auffallenden Reduktion der Fühler der Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* müssen wir eine hochgradige Anpassung an ihre symphile Lebensweise sehen. Da diese Adoptivlarven von den Ameisen gleich Ameisenlarven gepflegt werden, konnten die als Sinnesorgane für eine selbständige Lebensweise dienenden Fühler so bedeutend rückgebildet werden. Durch die starke Reduktion der Fühler wird zugleich die Ähnlichkeit dieser Larven mit den fühlerlosen Ameisenlarven für den Tastsinn der Ameisen erhöht; vielleicht dürfen wir hierin, wie in der Gestalt und Haltung jener Käferlarven, ein Element der Mimikry sehen.

Sehr auffallend ist es, daß bei der in Nordamerika lebenden dritten Gattung der *Lomechusini*, bei *Xenodusa* Wasm., die Fühler weit weniger reduziert sind als bei unsern beiden paläarktischen Gattungen.

[1] Auch die von SILVESTRI 1912 beschriebene Larve von *Notothecta inflata* Fauv. hat dreigliedrige Fühler (Contribuzioni alla conoscenza dei Mirmecofili II., Boll. Lab. Zool. Portici VI., p. 236).

Nach der von WHEELER 1911[1] gegebenen Beschreibung und Abbildung der Larven von *Xenodusa cava* Lec. sind die Fühler von der Länge des Kopfes, »well developed«. Sie scheinen nach der Abbildung dreigliedrig zu sein. Auch die Beine sind bedeutend länger (wenigstens doppelt so lang) als bei den Larven von *Atemeles* und *Lomechusa*. Augen fehlen wie bei letzteren. Die Körperform, die jedoch in der Mitte stärker verbreitert ist, und die gekrümmte Haltung der *Xenodusa*-Larven erinnert an jene von *Lomechusa*. Die Umbildung der Larven von *Xenodusa* ist jedenfalls viel weniger weit fortgeschritten als jene der beiden altweltlichen Gattungen. Wahrscheinlich dürfen wir hieraus schließen, daß das symphile Gastverhältnis der Larven von *Xenodusa* in Nordamerika weit jüngeren Datums ist und und sich erst viel später entwickelt hat als dasjenige der Larven der paläarktischen Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles*. Es ist ferner



Textfig. *B*.
Mundteile der erwachsenen *Lomechusa*-Larve (Buchstabenerklärung im Text).

wahrscheinlich, daß die Larven der beiden letzteren Gattungen ehemals durch ein Stadium hindurchgegangen sind, das in bezug auf den geringeren Grad der Reduktion der Antennen und Beine den heutigen *Xenodusa*-Larven ähnlich ist[2].

Die Mundteile der erwachsenen *Lomechusa*-Larve (Taf. X, Fig. 24, und oben Textfig. *B*) sind jenen der Larven von *Atemeles paradoxus* (Nr. 5, S. 325 [81 Sep.] und Fig. 2 u. 3) sehr ähnlich, aber mit breiterer Zunge und noch kürzeren, dickeren Lippen- und Kiefertastern.

[1] Notes on the myrmecophilous beetles of the genus Xenodusa, with a description of the larve of X. cava (Journ. New York Ent. Soc. XIX., Nr. 13, Sept. 1911, S. 163—169).

[2] Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine Mitteilung von W. M. MANN (Some Myrmecophilous Insects from Mexico, in: Psyche. XXI, No. 6, Dec. 1914, p. 171—184), worin derselbe (S. 174) die mexikanische *Xenodusa Sharpi* Wasm. wegen ihrer verdickten Halsschildseiten zur neuen Untergattung *Pseudolomechusa* erhebt. Auch die Gestalt der Larven nähert sich derjenigen der *Lomechusa*-Larven, indem der Körper zylindrisch mit sehr kurzen Beinen ist. *Pseudolomechusa Sharpi* ist somit als die am weitesten entwickelte Lomechusine Amerikas anzusehen.

In der beifolgenden Textfigur *B* sind die Mundteile der *Lomechusa*-Larve in situ nach einem Canadabalsampräparate mit der Abbeschen Camera gezeichnet, fast 100fach vergrößert (Zeiß AA, Oc. 4). Die in dem flachen Präparate auf die Seite gedrängten Oberkiefer stehen natürlich in Wirklichkeit etwas näher beisammen. Die Oberkiefer (*md*) sind kräftig, einfach sichelförmig, am Innenrande mit einer Rinne versehen; letztere ist auch bei den Mandibeln der *Atemeles*-Larven vorhanden, wurde aber von mir 1888 übersehen. Eine Oberlippe fehlt, wie bei allen Staphylinidenlarven (Ganglbauer II., S. 9). Was ich 1888 bei den *Atemeles*-Larven als Oberlippe beschrieb und abbildete, ist der Clypeus. Die Maxillen (*m*) sind kurz, häutig, die beiden Lobi miteinander fast verwachsen, so daß nur eine undeutliche Grenzlinie sichtbar wird; die äußere Lade trägt einen kurzen, sehr dicken, dreigliedrigen Kiefertaster (*pm*); das erste Glied desselben ist kurz ringförmig, das zweite breiter als lang, walzenförmig, das dritte viel schmaler, stumpf kegelförmig, ungefähr so lang wie das zweite. (Bei der Larve von *Atemeles paradoxus* in Nr. 5, S. 325 [81 Sep.], Fig. 3, *b* ist das dritte Glied viel schlanker und das zweite kürzer als das erste.) Die Unterlippe (*lb*) ist kurz und breit, die Zunge (*l*) kurz und breit gerundet, die Lippentaster (*pl*) zweigliedrig, sehr kurz, das erste Glied breiter als lang, walzenförmig, das zweite so lang aber viel schmaler als das erste, nur doppelt so lang wie breit. (Bei der *Atemeles*-Larve ist es deutlich schlanker.) Vgl. auch auf Taf. X die Photographien der Unterlippe und Unterkiefer der *Lomechusa*-Larve (Fig. 24, nach einem mit Pikrocarmin gefärbten Präparat) und der Imago von *Lomechusa* (Fig. 23).

Vergleichspunkte.

Zwischen den Mundteilen der Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* bestehen analoge Unterschiede wie zwischen denjenigen der Imagines[1]; besonders zeigt sich dies in der breiteren Zunge und den kürzeren, dickeren Lippentastern von *Lomechusa* gegenüber *Atemeles*. Zwischen den Mundteilen der Larven dieser beiden Gattungen einerseits und jenen der Larven von *Dinarda* (Nr. 9, S. 161—162, Fig. 2 bis 4) andrerseits bestehen ebenfalls analoge Unterschiede wie zwischen jenen der Imagines (s. Nr. 5, S. 302 [58], Fig. 1, 2, 4). Bei den Larven der Aleocharini scheint, soweit sie bisher bekannt sind, überhaupt eine größere Ähnlichkeit zwischen den larvalen und den ent-

---

[1] Vgl. die Fig. 1 und 2, S. 302 (58 Separ.) in der Arbeit Nr. 5 (1888).

sprechenden imaginalen Mundteilen zu bestehen als bei den Larven der Staphylinini. Namentlich zeigt sich dies in der Bildung der Maxillen, welche bei den ersteren zu häutigen Lobi entwickelt sind, während sie bei letzteren sehr primitiv tasterförmig sind (s. GANGLBAUER II., S. 10). Die größere Ähnlichkeit zwischen den larvalen und imaginalen Mundteilen ist daraus zu erklären, daß im Laufe der Phylogenese der betreffenden Art die Modifikationen der Mundteile der Imagines durch Vererbung auch auf die Larven sich übertrugen[1]. Bei Formen mit hochgradig spezialisierter Lebensweise, wo die Larve überdies dieselben Lebensbedingungen hat wie die Imago, ist daher auch eine relativ große Ähnlichkeit der Mundteile von Larve und Imago zu erwarten. Dies gilt namentlich für die symphilen Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles*. Sowohl bei den Imagines wie bei den Larven bringen die sichelförmigen, gerinnten Oberkiefer die räuberische Lebensweise zum Ausdruck, die breite Zunge und die verkürzten Taster dagegen die symphile (Fütterung aus dem Munde der Wirte)[2], und zwar bei den Larven in noch extremerer Weise als bei der Imago. Während im Laufe der Stammesentwicklung von *Lomechusa* und *Atemeles* die äußere Körperform der Larven durch Verkürzung der Fühler und Beine immer weiter vom Typus der Staphylinidenlarven abwich und demjenigen der Curculionidenlarven sich näherte, wurden die Mundteile umgekehrt in derselben Richtung spezialisiert wie bei der Imago.

Die Beine der erwachsenen Larve von *Lomechusa* (und *Atemeles*) weichen vom gewöhnlichen Typus der Staphylinidenlarven nur durch bedeutende Verkürzung ab. Die Beine der *Lomechusa*-Larve sind relativ noch stärker verkürzt als jene der *Atemeles*-Larve (vgl. Taf. X, Fig. 27 mit Nr. 5, S. 325 [81 Separ.], Fig. 5). Bei der 10 mm langen *Lomechusa*-Larve sind sie ungefähr 0,8 mm (in gekrümmter Haltung) lang, ausgestreckt etwa 1 mm. Die Hüften sind relativ groß, schwach kegelförmig vorragend; Schenkel und Schienen kurz, der eingliedrige Tarsus sehr kurz, mit einer einfachen Klaue.

4b. Zur Anatomie der erwachsenen Lomechusa-Larve.

(Taf. X, Fig. 25 u. 26.)

Hier sollen nur einige Punkte kurz hervorgehoben werden auf Grund der Schnittserien zum Vergleich mit der jungen *Atemeles*-Larve vom Stadium II (s. unter 5 a, S. 372 ff.).

[1] S. hierzu auch DEEGENER, Die Metamorphose der Insekten, 1909, S. 14.

[2] S. hierüber namentlich Nr. 51, S. 420 ff.

Das Gangliensystem der erwachsenen Larve ist gut entwickelt, die Schlundganglien jedoch relativ kleiner als bei der *Atemeles*-Larve vom Stadium II. Die drei Thoraxganglienpaare sind schmal und lang, die Hinterleibsganglien etwas kleiner. Der Ösophagus geht am Hinterende des Prothorax in den sehr langen und breiten Mitteldarm über, welcher auf medianen Sagittalschnitten oft ein Drittel der Körperbreite einnimmt in seinem ganzen Verlauf. Im 10. Segment geht er in den viel schmaleren Enddarm über (vgl. hierzu die Bildung des Darmkanals in der jungen *Atemeles*-Larve S. 373). Die malpighischen Gefäße (Taf. X, Fig. 25, *m*) sind sehr stark entwickelt, von bedeutender Länge und Breite und vielfach gewunden; zu den Seiten des Mitteldarms reichen sie nach vorn bis an den Metathorax. Von Gonaden konnte ich nur eine schwache Anlage im 9. Segment entdecken, in Form von je drei dünnen, kurzen Schläuchen, welche schräg einwärts nach hinten konvergierend ziehen und deshalb auf den Sagittalschnitten je drei sich successiv einander nähernde Schnittpunkte bilden (vgl. Taf. X, Fig. 25, *g*). Ob dies wirklich die jungen Gonaden sind, wage ich nicht zu entscheiden; jedenfalls ließ sich kein andres Organ der erwachsenen Larve als solche deuten. Das Fettgewebe ist sehr umfangreich entwickelt (Taf. X, Fig. 25 u. 26, *f*). In dasselbe sind vereinzelte große Oenocyten eingelagert, welche in den letzten Thoraxsegmenten und den ersten und den vorletzten Abdominalsegmenten besonders groß und kugelförmig sind und zu je einem Paar dorso-lateral in dem betreffenden Segmente liegen; diese Riesenzellen machen fast den Eindruck von einzelligen Drüsen, haben jedoch sicher nicht deren Struktur; auch für Uratzellen kann ich sie nicht halten. Eine dieser Zellen aus dem vorletzten Abdominalsegment ist Taf. X, Fig. 26 abgebildet. Sie mißt mit dem Ocularmikrometer gemessen (kontrolliert mit dem Objektmikrometer) $130 \times 120 \times 110\ \mu$. Der große eckige Kern zeigt nur undeutliche Umrisse, da das Zellplasma ebenfalls stark basophil ist. Vielleicht stehen diese Riesenzellen doch mit einer Exsudatfunktion im Zusammenhang.

5. Larvenstadien von Atemeles.

(Hierzu Taf. IX, Fig. 14 und Taf. X, Fig. 28—31.)

Da diese Larven denen von *Lomechusa* sehr ähnlich sind, da ferner die Larven von *Atemeles paradoxus* bereits früher (Nr. 5, S. 324 ff. [80 ff. Separ.]) von mir beschrieben worden sind, die Larven von *At. emarginatus* (Nr. 11, Nachtrag S. 263) und jene von *At. pubicollis*

(Nr. **109**) ebenfalls, da endlich oben im 3. Kapitel dieses Abschnittes B (S. 327 ff.) manche Einzelheiten über jüngere Stadien der *Atemeles*-Larven bereits gegeben wurden, beschränke ich mich hier auf einige ergänzende und zusammenfassende Angaben.

Auffallend ist, daß die jüngsten von mir gefundenen Larven der verschiedenen *Atemeles*-Arten in der Größe (speziell in der Körperlänge) hinter den jüngsten *Lomechusa*-Larven nicht zurückstehen, obwohl in den folgenden Stadien die entsprechenden *Atemeles*-Larven stets erheblich kleiner sind als die entsprechenden *Lomechusa*-Larven, und die erwachsenen *Lomechusa*-Larven die erwachsenen Larven der kleineren *Atemeles*-Arten um etwa 4 mm, jene der größeren *Atemeles*-Arten um etwa 2 mm Größe übertreffen. Auffallend ist ferner, daß bei den Larven der kleineren *Atemeles*-Arten Stadium I gar nicht gefunden wurde, und daß bei jenen der größeren Arten wenigstens keine so scharfe Scheidung zwischen Stadium I und II sich zeigte wie bei den *Lomechusa*-Larven. Möglicherweise hängt das zusammen mit Übergängen zwischen Viviparität und Ovoviviparität, indem bei den *Lomechusa*-Larven das freie (von der Eihaut befreite) Larvenleben früher zu beginnen scheint als bei den *Atemeles*-Larven, und bei den Larven der größeren *Atemeles*-Arten früher als bei jenen der kleinen (s. oben S. 362).

5a. Larve von Atemeles paradoxus Grav. Stadium II.
(Taf. IX, Fig. 14.)

Eine der zahlreich bei *F. rufibarbis* Anfang Juni 1902 zu Luxemburg gefundenen jungen *Atemeles*-Larven (s. oben S. 327—329), die dem Stadium II der *Lomechusa*-Larven entsprechen, wurde damals mit Hämalaun (Mayer) in toto schwach gefärbt und in Canadabalsam eingebettet. Damals und im April 1914 wurde das Objekt photographiert. Wegen der besseren Aufhellung während des zwölfjährigen Aufenthaltes im Canadabalsam wählte ich die letztere Photographie zur Reproduktion als Übersichtspräparat (Taf. IX, Fig. 14).

Die 1,4 mm lange und 0,72 mm breite Larve zeigt 13 Segmente. Am 1. Segment (Kopf) ist der helle Bogensektor am Vorderrande der Clypeus. Der unmittelbar dahinter stehende halbmondförmige schwarze Querfleck sind die zusammengebogenen Oberkiefer. Zu jeder Seite des Clypeus, in der Ausbuchtung des Kopfrandes stehen die winzig kleinen papillenförmigen Fühler von 20 μ Länge; sie sind so lang wie breit, bei starker Vergrößerung aus zwei fast gleich großen ringförmigen Gliedern bestehend, mit einem äußerst kleinen, kegelförmigen

Anhangsglied (Endpapille), das ziemlich zentral auf der Spitzenfläche des zweiten Gliedes steht. Das 2. Segment ist der relativ große Prothorax. Der große nierenförmige Fleck in der Mitte des Vorderrandes ist das doppelte Schlundganglion; der große zentrale Fleck am Hinterrande, der auf das folgende Segment übergreift, sind die umfangreichen Thoraxspeicheldrüsen, welche mit dem sie umgebenden Fettgewebe bis zum Hinterrand des 3. Segments (des Mesothorax) reichen. In das kurze 4. Segment (Metathorax) ragen bereits die Spitzen der eigentümlichen gabelförmigen oder Y-förmigen Anlage hinein, die vom 5. bis zum 13. Segment reicht und somit den ganzen Hinterleib einnimmt. Auf den ersten Blick hat dieses Organ große Ähnlichkeit mit Ovarien samt Oviduct. Bei näherer mikroskopischer Untersuchung des sehr klaren Präparates erwies sich jedoch diese Deutung als ganz unhaltbar, zumal in diesem Jugendstadium der Larve der Gonoduct noch nicht bis zur Hinterleibsspitze reichen konnte. Es handelt sich in Wirklichkeit um das Darmsystem, von welchem sonst in dieser Larve nichts vorhanden wäre. Der hintere, röhrenförmige, bereits ausgebildete Abschnitt ist der Enddarm, die von ihm ausgehenden beiden Äste sind die Wände des nach vorn vorwachsenden und später mit dem Ösophagus sich vereinigenden Mitteldarms. Diese Erklärung wurde mir auch durch HEYMONS bestätigt, welchem ich die Photographie und das Originalpräparat zur Ansicht gesandt hatte. Nach Übersendung des letzteren schrieb er mir (22. V. 1914): »Jetzt ist für mich gar kein Zweifel mehr, daß Sie mit der Deutung der fraglichen Y-förmigen Anlage im Rechte sind. Der Zusammenhang des unpaaren Stückes (Enddarms) mit den beiden nach vorn abgehenden Schenkeln ist ganz klar; letztere sind die Epithelstreifen des Mitteldarms, die hinten aus großen, wie ich annehme, wohl schon funktionsfähigen Zellen bestehen und nach vorn hin allmählich verschwinden.«

Die beiden Schenkel des Mitteldarms reichen vom 5. bis zum 8. Segment einschließlich. Die erwähnten größeren Darmepithelzellen, vier bis sechs auf jeder Seite, beginnen erst kurz vor der Vereinigung der beiden Schenkel; oralwärts gehen sie in immer kleinere Zellen über, bis die Wände schließlich nur noch die Gestalt eines schmalen Doppelstreifens annehmen, in dem noch keine Zellgrenzen deutlich erkennbar sind. Das Rohr des Enddarms ist im 9. Segment birnförmig erweitert, krümmt sich dann ein wenig nach oben und dann wieder nach unten und zeigt namentlich im 10. und 11. Segment bei starker Vergrößerung feine, enggedrängte Querfalten seiner Wandung. Das

gerundete Ende der vereinigten Schenkel des Mitteldarms ragt etwas hinein in die birnförmige Erweiterung des Enddarms an der Grenze des 8. und 9. Segments. Besonders im 9. und 10. Segment liegen zu jeder Seite des Enddarms die langen, vielfach gewundenen malpighischen Gefäße, von denen auf der Photographie nur einige kleine, in der Einstellungsebene liegende Schleifenstücke im 9. Segment erkennbar sind; ihre hintere Mündung in das Proctodaeum liegt sehr weit analwärts im 12. Segmente. Im 11. Segment finden sich jederseits vom Enddarm rosettenförmige Drüsenbündel, die auf der Photographie als runde Flecke sichtbar sind; wahrscheinlich sind es die Analdrüsen. Von einer Genitalanlage ist in diesem Larvenstadium noch nichts zu bemerken.

Vergleicht man den inneren Bau dieser *Atemeles*-Larve vom Stadium II mit den Schnittserien der erwachsenen Larve von *Atemeles paradoxus*, die mit jenen der erwachsenen *Lomechusa*-Larve (s. oben S. 371 und Taf. X, Fig. 25 u. 26) wesentlich übereinstimmen, so zeigen sich hauptsächlich folgende Unterschiede. Das Schlundganglienpaar ist bei der jungen Larve weit massiger entwickelt als bei der erwachsenen, während bei letzterer eine differenzierte Bauchganglienkette vorhanden ist, die bei der ersteren noch nicht erkennbar war. Die bei der jungen Larve mächtig entwickelten Thoraxspeicheldrüsen konnte ich bei der erwachsenen Larve nicht wiederfinden; sie sind völlig rückgebildet und daher als »provisorische Larvenorgane« der ersten Larvenstadien zu bezeichnen; wahrscheinlich hängt ihre Reduktion mit dem Wechsel der Ernährungsweise zusammen, indem die jungen Larven fast nur von Eiern und jungen Larven der Ameisen leben, während die älteren Larven vorzugsweise aus dem Kropfe der Arbeiterinnen gefüttert werden. Der mächtig entwickelte Mitteldarm der erwachsenen Larve ist im Stadium II erst in der Entstehung begriffen (Schenkel des Y-förmigen Organs). Der Enddarm ist bei dieser jungen Larve relativ länger und breiter als bei der erwachsenen. Die malpighischen Gefäße sind dagegen bei letzterer relativ länger und viel dicker und reichen seitlich vom Mitteldarm bis zum Metathorax hinauf. Sie sind im übrigen eigentlich persistierende Organe der verschiedenen Larvenstadien, indem sie vom Stadium II bis zum Ende des Stadiums IV nur relativ geringe Veränderungen zeigen, die hauptsächlich auf der Größenzunahme beruhen. Das Fettgewebe ist bei der erwachsenen Larve weit stärker entwickelt als bei der jungen Larve. Von den riesigen Oenocyten des Stadiums IV konnte ich im Stadium II wenigstens bisher noch nichts bemerken.

5b. Larvenstadien von Atemeles paradoxus.

Einige Maße der *paradoxus*-Larven des Stadiums II, die im Juni 1902 im Brutmaterial von *Formica rufibarbis* gefunden wurden, sind bereits oben (unter B, S. 328f.) gegeben; ebenso Maße der im Mai 1909 gefundenen jüngsten Larven derselben Art. In dem ganzen Material ist Stadium I — d. h. das dem Stadium I der *Lomechusa*-Larven entsprechende Stadium — nicht vertreten, sondern nur Stadium II von elliptisch-tonnenförmiger Gestalt und kaum bemerkbarer Segmentierung. Die kleinste dieser Larven ist 1,22 mm lang und 0,48 mm breit, also schon erheblich länger aber dabei viel schmaler als die kleinsten *Lomechusa*-Larven (1 × 0,6 mm) vom Stadium I. Ihre Gestalt gleicht der auf Taf. X, Fig. 16 abgebildeten *Lomechusa*-Larve vom Stadium II, ist aber gestreckter, stärker walzenförmig. Die größte *paradoxus*-Larve des Stadiums II in dem nämlichen Material erreicht 2,2 × 0,75 mm, ist also nicht weit entfernt von der oberen Größengrenze des Stadiums II der *Lomechusa*-Larven, aber viel schmaler.

Aus dem Beginne des Stadiums III liegt unter dem Material von 1909 eine erst 2,1 mm lange und 0,86 mm breite *paradoxus*-Larve vor, neben andern, die Übergänge zum Stadium IV bilden. Wie bereits oben (S. 329) bemerkt wurde, erfolgt die zum Stadium III überleitende Häutung der *paradoxus*-Larve somit bei etwa 2,2 mm (bei der *Lomechusa*-Larve bei etwa 2,8 mm; s. oben S. 364). Die erwähnte jüngste *paradoxus*-Larve von Stadium III ist noch nicht gekrümmt, der Körper oben fast flach, hinten stärker verengt, der relativ große Kopf sehr nahe an den Thorax gerückt, die Beine ragen gerade, lang und spitz vor, die Fühler sind relativ lang (40 μ), fast doppelt so lang wie breit, zweigliedrig, mit einem papillenförmigen sehr kleinen Anhangsgliede auf der Endfläche des zweiten Gliedes. Diese Larve gleicht der auf Taf. X, Fig. 17 abgebildeten jüngsten *Lomechusa*-Larve vom Stadium III, ist aber flacher und hinten spitzer als diese, der Kopf relativ tiefer eingedrückt, die Fühler relativ länger, die Beine relativ länger und spitzer, endlich absolut genommen weit kleiner, da die entsprechende *Lomechusa*-Larve bereits 3 mm mißt. Die *paradoxus*-Larve vom Stadium III ist, abgesehen von der etwas geringeren Größe, sehr ähnlich der auf Taf. X, Fig. 29 abgebildeten *truncicoloides*-Larve vom Stadium III.

Von da an werden die Größenunterschiede zwischen den entsprechenden Stadien der Larven von *Lomechusa* und von *Atemeles paradoxus* immer bedeutender. Die jüngste *paradoxus*-Larve vom

Stadium IV (aus dem Material von Juni 1902) mißt in gekrümmter Haltung erst 2,9 mm, ausgestreckt etwa 3,2 mm; die entsprechende *Lomechusa*-Larve dagegen (Taf. X, Fig. 19) mißt bereits 5 mm. Die erwachsene *paradoxus*-Larve ist gekrümmt etwa 5,5 mm lang, ausgestreckt 6,5 mm, die entsprechende *Lomechusa*-Larve dagegen (Taf. X, Fig. 20) gekrümmt etwa 8,5—9 mm, ausgestreckt 10,5—11 mm.

Obwohl somit im Laufe des Wachstums die Größenunterschiede zwischen den *Lomechusa*-Larven und jenen der kleineren *Atemeles*-Arten, für die ich *paradoxus* als Beispiel wählte, immer beträchtlicher werden, so sind doch merkwürdigerweise die jüngsten von mir gefundenen Larven der kleineren *Atemeles*-Arten bereits absolut größer — der Länge nach — als die jüngsten *Lomechusa*-Larven des Stadiums I.

Zum Vergleiche der Larven der größeren *Atemeles*-Arten mit den *Lomechusa*-Larven dienen die folgenden Angaben über:

5c. Larvenstadien von Atemeles truncicoloides Wasm. (subsp. von pubicollis Bris.).

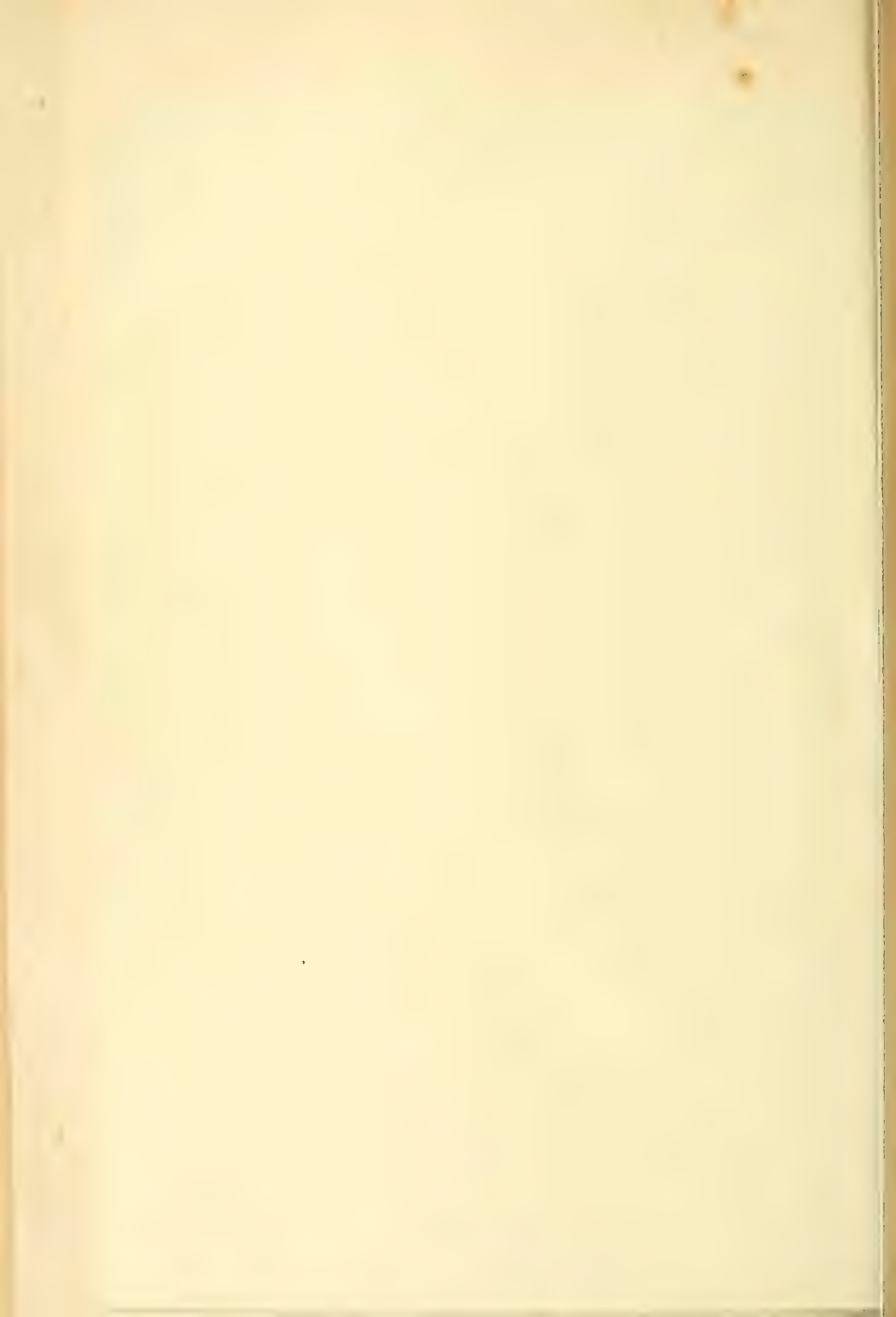
(Taf. X, Fig. 28—31.)

Stadium I bis II, 1,04—2 mm (vgl. die Größenmaße oben S. 332). — Eine so scharfe Unterscheidung zwischen Stadium I und II wie bei den *Lomechusa*-Larven fand ich hier nicht, aber doch eine größere Annäherung der kleinsten Larven an das Stadium I als bei *paradoxus*, wo es völlig fehlte. Die kleinste, 1,04 × 0,4 mm messende *truncicoloides*-Larve ist etwas länger als die kleinste *Lomechusa*-Larve, die 1,0 × 0,6 mißt, aber bedeutend schmaler. Die Körperform ist deutlicher segmentiert und unten flacher als beim Stadium II der *Lomechusa*- und *paradoxus*-Larven, hierin dem Stadium I der *Lomechusa*-Larve sich nähernd. Auch die zweitgrößte *truncicoloides*-Larve, die auf Taf. X, Fig. 28 abgebildet ist, (1,64 × 0,56 mm) steht trotz ihrer Größe, die dem Stadium II der *Lomechusa*-Larve entspricht, in der Körperform in der Mitte zwischen Stadium I und II und ist sehr deutlich segmentiert, nicht glatt tonnenförmig wie das Stadium II der *Lomechusa*- und *paradoxus*-Larven. Die abgestreifte Larvenhaut in demselben *truncicoloides*-Material (2,0 × 0,9 mm) gehört einer erwachsenen Larve vom Stadium II an, die zum Stadium III durch die Häutung überging.

Stadium III, 2,3—3 mm. Die jüngste Larve dieses Stadiums (Taf. X, Fig. 29) gleicht sehr der jüngsten *Lomechusa*-Larve desselben Stadiums (Taf. X, Fig. 17), ist aber viel kleiner (2,3 gegenüber 3 mm),



Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. CXIV.
Zu „Wasmann, Biologie von Lomechusa" (zu S. 393).
N.
S.
W.
O.
Chaussee Weert - Roermond
Baexem
ERKLÄRUNG DER ZEICHEN.
Die arabischen Ziffern ohne Buchstabenbezeichnung Kolonien von Formica sanguinea.
Die großen römischen Ziffern I, II bis VIII Lomechusa Pseudogynenbezirke.
R Kolonien von Formica rufa
P Kolonien von Formica pratensis
rfb Kolonien von Formica rufibarbis mit Atemeles paradoxus oder dessen Larven im Nest
f Kolonien von Formica fusca mit Atemeles emarginatus oder dessen Larven im Nest.
T Kolonien von Tetramorium caespitum mit Chennium bituberculatum im Nest
FARBENERKLÄRUNG.
Lomechusa strumosa oder deren Larven im Nest.
Pseudogyne Arbeiterform im Nest.
Maßstab 1:5000.
Felder
Wiesen
Kiefernwald
Kiefernwälder
Birkenbusch
Eichenbusch
Kiefernbusch
Birken und Eichenbusch
Heide
Garten
Felder und Wiesen
I.
II.
III.
IV.
V.
VI.
VII.
VIII.
F. A. Brockhaus Geogr.-artist. Anstalt Leipzig



relativ schlanker, flacher, mit spitzeren, weit längeren Beinen und tieferem Kopfeindruck. Sie nähert sich der oben (S. 375) beschriebenen jüngsten Larve des Stadiums III von *Atemeles paradoxus*, ist aber weniger stark zugespitzt und relativ breiter, obwohl absolut nur wenig größer (2,3 gegen 2,1 mm).

Stadium IV, 3—8,5 mm (Taf. X, Fig. 30 und 31). Die junge Larve dieses Stadiums (Fig. 30) unterscheidet sich von der entsprechenden *Lomechusa*-Larve (Taf. X, Fig. 19) hauptsächlich durch die geringere Größe (3,5 gegen 5 mm) und relativ um die Hälfte längere Beine. Von der erwachsenen *truncicoloides*-Larve (Taf. X, Fig. 31) ist sie durch ähnliche Unterschiede getrennt wie die betreffende *Lomechusa*-Larve von ihrer erwachsenen Form: der Körper der erwachsenen Larve ist relativ schlanker, tiefer geringelt, der Kopf relativ größer, die Beine stärker gekrümmt. Von der erwachsenen *Lomechusa*-Larve (Taf. X, Fig. 20) unterscheidet sich die erwachsene *truncicoloides*-Larve (Fig. 31) durch geringere Größe (8,5 gegen 10,5 mm), mehr gleichbreite, nach vorn weniger verschmälerte Gestalt, relativ größeren Kopf, etwas längere und dichtere Behaarung und gelblichere Färbung; die Länge der Beine ist fast dieselbe bei beiden Endstadien, doch sind sie bei der *truncicoloides*-Larve ein wenig schlanker und spitzer. Ferner ist der dreieckige Stirneindruck bei letzterer tiefer als bei der *Lomechusa*-Larve.

Bei den Larven der größeren *Atemeles*-Arten, für die ich *At. truncicoloides* als Beispiel wählte, sind somit die jüngsten mir vorliegenden Formen ebenfalls etwas länger (aber schmaler) als die jüngsten *Lomechusa*-Larven, nähern sich jedoch mehr dem Stadium I der letzteren als die jüngsten *paradoxus*-Larven, die sämtlich schon zum Stadium II gehörten und auch absolut bereits größer waren als beide. Wie bereits oben (S. 372) angedeutet wurde, können diese Unterschiede vielleicht mit verschiedenen Stufen der Ovoviviparität zusammenhängen und durch künftige Forschungen entwicklungsgeschichtlich aufgeklärt werden.

6. Puppenstadien von Lomechusa und Atemeles; Puppengehäuse.

6a. Puppenstadien von Lomechusa strumosa.

Halbpuppe oder Vorpuppe (Taf. IX, Fig. 9). In der Körperbildung in der Mitte stehend zwischen der erwachsenen Larve vom Stadium V (Taf. X, Fig. 21) und der echten Puppe (Taf. IX, Fig. 10 u. 11), die vordere Hälfte der Puppe, die hintere der Larve entsprechend. Der Vorderkörper ist bereits eine Puppe, mit freien, von einer Puppen-

haut umhüllten Gliedmaßen[1]; der Hinterleib dagegen gleicht noch der walzenförmigen Larve und zeigt keine imaginalen Organe. Der ganze Körper ist nur wenig kürzer und breiter als bei der erwachsenen Larve, der Hinterleib etwas breiter als bei dieser, der Vorderkörper erheblich schmaler als bei der echten Puppe. Die Färbung ist weiß oder blaßgelblich.

Ich halte diese Halbpuppe nicht für ein regelmäßiges Stadium in der Metamorphose von *Lomechusa*, da sie nur bei einer meiner Larvenzuchten zu Exaten (22. Juni bis 3. Juli 1898) in einem einzigen Versuchsnest (Lubbocknest 86^{II}) beobachtet wurde, hier jedoch in mehreren Exemplaren. Bei allen andern *Lomechusa*-Zuchten von Exaten und Luxemburg (z. B. Juni 1904, s. oben S. 345ff.) beobachtete ich sie nicht, sondern nur die echte Puppe; desgleichen erschien sie bei keiner meiner *Atemeles*-Zuchten. Jene Halbpuppe ist daher wahrscheinlich als eine Hemmungsbildung zu betrachten, die durch äußere Einflüsse veranlaßt wird, welche die normale Entwicklung anormal verzögern. Nach meinen damaligen Aufzeichnungen dauert es 3 bis 4 Tage, bis die Vorpuppe in die echte Puppe sich verwandelt. Direkt beobachtet habe ich diesen Vorgang nicht.

Die hier beschriebene Vorpuppe von *Lomechusa strumosa* entspricht der von SILVESTRI[2] bei *Lebia scapularis* beobachteten »Praenympha«, welche bei dieser Art ein regelmäßiges Stadium bilden und durch eine neue Häutung in die echte Puppe sich verwandeln soll. Ohne eine neue Häutung könnte auch die Vorpuppe von *Lomechusa* nicht zur echten Puppe werden, da ihr Hinterleib noch ganz larval ist. Sie kann somit nicht als eine »Semipupa« im Sinne von HEYMONS[3] angesehen werden, die ohne neue Häutung zur echten Puppe auswächst. Andererseits aber zeigt der puppenähnliche Vorderkörper bei demselben Exemplar, das auf Taf. IX, Fig. 9 photographiert ist[4], den durch zufälliges Abstreifen einer der beiden Fühlerscheiden bereits frei gewordenen, perlschnurförmigen, wie bei der Imago gestal-

[1] An einem Fühler wurde beim Reinigen des Objektes von den anhaftenden Staubteilchen die Hautscheide abgestreift, so daß hier der noch weiße, weiche imaginale Fühler bereits freiliegt.

[2] Contribuzione alla conoscenza delle metamorfosi e dei costumi della Lebia scapularis Fourcr. (Redia, II. fasc. 1, 1904), p. 78 und Taf. IV, Fig. 4.

[3] Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose usw. (Ergebnisse u. Fortschritte d. Zool., I., 1. Heft 1907), S. 175.

[4] Die Photographie zeigt die Oberseite; der Fühler ist hier nur von der Unterseite sichtbar.

teten, aber noch weißen Fühler. Würde sich somit der Vorderkörper nochmals häuten, so könnten schwerlich die der echten Puppe (Taf. IX, Fig. 10 u. 11) zukommenden dicken Fühlerscheiden nochmals entstehen. Diese Widersprüche bestärken mich in der Ansicht, daß die Halbpuppe von *Lomechusa* eine anormale, auf Hemmungsbildung beruhende Erscheinung ist, bei welcher die Verwandlung der Larve in die Puppe nur unvollständig erfolgte. Ob sie einer weiteren Entwicklung überhaupt fähig ist, muß dahingestellt bleiben. Bezüglich ähnlicher Unregelmäßigkeiten in der Metamorphose bei andern Coleopteren verweise ich auf die Ausführungen von Heymons (1907, S. 171 ff.).

Echte Puppe (Taf. IX, Fig. 10 u. 11). — Diese ist eine vollkommen freie Puppe und gleicht in der Körpergestalt, auch in der Form und Gliederung des Hinterleibes, ganz der künftigen Imago, deren sämtliche äußere Körperteile an ihr vorgebildet und von der Puppenhaut umgeben sind. Fühler und Beine sind angezogen, ziemlich eng an den Leib gelegt, die Vorder- und Hinterflügel ragen in ihren Scheiden seitlich schräg nach unten vor. Der Hinterleib ist schwach aufgerollt. Die Puppe ist anfänglich weiß, dann gelb, schließlich rötlich. Zugleich wird die Puppe, die in den ersten 5—8 Tagen noch einen dünnen Hinterleib hatte (der aber ebenso breit ist wie bei der Imago), am Ende ihres Wachstums rasch dicker, bis sie in wenigen Tagen den Umfang der Imago erreicht. Da die Körperteile der Imago an der freien Puppe — ähnlich wie bei einer nackten Ameisenpuppe — völlig vorgebildet sind, ist es in den letzten Tagen des Puppenstadiums oft schwer, von der Unterseite des Glasnestes aus eine in der Puppenwiege liegende reife Puppe von dem frischentwickelten Käfer zu unterscheiden, da letzterer noch etwa 8 Tage lang die zusammengekauerte Körperhaltung beibehält. Am leichtesten kann man an dem Verschwinden der Flügelscheiden, von denen die hinteren länger ihre herabhängende Stellung beibehalten, und an dem Freiwerden der perlschnurförmigen Fühler den Zeitpunkt des Abstreifens der schließlich nur noch äußerst dünnen Puppenhaut erkennen. Letztere scheint dann vom Käfer gefressen zu werden, da ich sie in den leeren Kokons nicht mehr vorfand.

6b. Puppenstadien von Atemeles.

Die Puppen von *Atemeles emarginatus*, *paradoxus*, *pubicollis* und *truncicoloides*, die ich durch Aufzucht in meinen Versuchsnestern erhielt, waren sämtlich echte, freie Puppen (Nymphae), die von

der echten *Lomechusa*-Puppe nur durch geringere Größe, etwas schlankere Gestalt (bei gleichfalls aufgekrümmtem Hinterleib) und durch die immer deutlicher hervortretenden specifischen Merkmale der betreffenden Imago sich unterscheiden. Deshalb gehe ich auf ihre Beschreibung nicht weiter ein. Halbpuppen (Praenymphae) habe ich bei keiner *Atemeles*-Art beobachtet.

Die Puppengehäuse von *Lomechusa* und *Atemeles*, die ich als »Puppenwiegen« bezeichnete, bestehen aus einem äußerst dünnen seidenartigen Kokon, der von der Larve gesponnen wird und mit den anhaftenden Erdteilchen eine erbsenförmige Kugel bildet. Über Gestalt und Verfertigung dieser Puppenwiegen s. oben unter B, S. 342, und C, S. 364. Taf. IX, Fig. 12 zeigt die Puppenwiege von *Lomechusa*, mit einer vertrockneten Larve im Innern, Fig. 13 die leere Puppenwiege von *Atemeles paradoxus*.

Kann man von Hypermetamorphose bei *Lomechusa* und *Atemeles* sprechen? — Von Hypermetamorphose im eigentlichen und engeren Sinne jedenfalls nicht, als deren wichtigste Eigentümlichkeit die Einschaltung eines Scheinpuppenstadiums in die Entwicklung der Larve nach Heymons (1907, S. 168) anzusehen ist. Die Aufeinanderfolge verschiedengestalteter Larvenstadien, die auch bei *Bruchus* (*Mylabris*) und einigen andern Coleopteren vorkommt, begründet noch keine eigentliche Hypermetamorphose. Ebenso auch nicht das Vorpuppenstadium, das zudem nur eine ausnahmsweise Erscheinung in der Metamorphose von *Lomechusa* bildet.

7. Entwicklungsdauer von Lomechusa und Atemeles.

Ich rechne die Entwicklungsdauer hier vom Beginn des ersten Larvenstadiums an bis zum Zeitpunkte, wo der bereits großenteils ausgefärbte und erhärtete Käfer spontan die Puppenwiege verläßt.

Da die Larvenperiode von *Lomechusa* in den Nestern von *Formica sanguinea*, während welcher mehrere Larvenserien aufeinanderfolgen, $1^1/_2$—2 Monate dauern kann (s. oben unter A, S. 297 ff.), da ferner die Larvenperiode der verschiedenen *Atemeles*-Arten bei ihren betreffenden *Formica*-Wirten sogar 2—3 Monate dauern kann (s. oben unter A, S. 301), ist es nicht möglich, aus den Funden der ersten jungen Larven und der ersten frischentwickelten Käfer in einem Neste in freier Natur sichere Schlüsse auf die individuelle Entwicklungsdauer zu ziehen. Diese mußte daher durch Zuchtversuche festgestellt und mit den Befunden in freier Natur verglichen werden.

7a. Entwicklungsdauer von Lomechusa strumosa.

(Siehe oben unter A, S. 297 u. 305 u. B, S. 348.)

Dauer des Larvenwachstums von Stadium I—IV (1—11 mm): 10—14 Tage
Larve in der Puppenwiege (Stadium V) . . . . 6— 8 Tage
Puppenstand. . . . . 10—14 Tage
Erhärtung und Ausfärbung des Käfers bis zum Verlassen
der Puppenwiege . . . . 7—10 Tage

Gesamtdauer der Entwicklung daher . . . . 33—46 Tage
oder 1—1$^1/_2$ Monat.

Selbstverständlich sind die jeweiligen Witterungs- und Temperaturverhältnisse, welche teils direkt die Entwicklungsdauer der Larven und Puppen beeinflussen, teils indirekt durch reichlichere oder spärlichere Ernährung der Larven, für die Verschiedenheiten der Entwicklungsdauer maßgebend. Meist nähert sich dieselbe der letzteren Grenze. Durch die sorgfältige Pflege, welche diese Adoptivlarven von ihren Wirten erhalten, bleiben die Unterschiede der jeweiligen Witterungsverhältnisse fast ohne Einfluß auf das konstante Optimum der Entwicklungsbedingungen. Daher die außerordentlich geringen Schwankungen der specifischen Körpergröße bei den Imagines der verschiedenen *Atemeles*-Arten im Vergleich zu andern freilebenden Aleocharinen, z. B. aus der Gattung *Aleochara*[1]. Noch ausgeprägter ist die Konstanz der Körpergröße bei *Lomechusa strumosa*, welche 6,5 mm bei ausgestrecktem Hinterleib und 5—5,5 mm bei aufgerolltem Hinterleib beträgt (s. Taf. IX, Fig. 7 u. 8). Unter mehreren Hundert Exemplaren, die ich bei Exaten während 15 Jahren fand, weicht keines merklich von dieser Normalgröße ab. Unter den in Versuchsnestern gezüchteten Exemplaren ist ein einziges, das 1896 bei einer künstlich rasch forcierten *Lomechusa*-Zucht erhalten wurde, merklich kleiner als die Normalform, nämlich nur 4,5 mm bei aufgerolltem Hinterleib. Auch die lokalen Verschiedenheiten der Körpergröße von *Lomechusa strumosa* sind nur sehr gering, wie in meiner Sammlung aus dem Vergleich der Exemplare von Exaten und Blijenbeek in Holländisch-Limburg, von Süd-Luxemburg (Luxemburg-Stadt und Johannisberg) und Nord-Luxemburg (Hohscheid im Ösling), vom Rheinland (Linz), von Böhmen (Prag und Mariaschein), von Vorarlberg (Feldkirch), von Südtirol (Monte Baldo, Friese!), von England (Donisthorpe!) usw. zu ersehen ist.

[1] Bei *Aleochara curtula* Goeze (*fuscipes* Grav.) schwankt sie z. B. bei den Exemplaren meiner Sammlung von 5—8,5 mm.

7b. Entwicklungsdauer der kleinen Atemeles-Arten.

Atemeles emarginatus Payk. — Ich wähle nur ein Beispiel aus, wo die ganze Entwicklung verfolgt werden konnte. Bei einer Zucht von Exaten 1890 (s. oben unter B, S. 354) wurden die ersten, sicher höchstens wenige Tage alten Larven am 28. April beobachtet. Ihr Wachstum war, obwohl sie von den *fusca* gut gepflegt wurden, entschieden viel langsamer als bei den *Lomechusa*-Larven. Am 10. Mai waren die größten erst 5 mm lang, am 26. Mai, also nach einem Monat, waren mehrere Dutzend erwachsen, ausgestreckt 6,5 mm lang; einige waren schon zur Verpuppung in den Erdgehäusen eingebettet. Der erste frischentwickelte Käfer, bereits ziemlich weit ausgefärbt und erhärtet, kam aus der Puppenwiege am 2. Juli, zwei andre am 3. Juli. Die Käfer suchten aus dem Neste zu entkommen. — Die Entwicklung hatte für das Larvenwachstum $3^1/_2$—4 Wochen, für den Aufenthalt in der Puppenwiege 4—6 Wochen gedauert, zusammen also $7^1/_2$—10 Wochen oder $1^2/_3$—$2^1/_3$ Monate, erheblich länger als bei *Lomechusa*.

Atemeles paradoxus Grav. — Bei meinen zahlreichen Zuchtversuchen seit 1888 waren meist verschiedenaltrige Larven, aus Nestern in freier Natur entnommen, in größerer Zahl in den betreffenden Beobachtungsnestern von *Formica rufibarbis* (oder *Polyergus rufescens* mit *rufibarbis* als Sklaven, z. B. Luxemburg 1904), so daß die Wachstumsdauer der einzelnen Larve sich nur annähernd verfolgen ließ. Wiederholt konnte ich jedoch feststellen, daß das Wachstum der *paradoxus*-Larven langsamer als jenes der *Lomechusa*-Larven erfolgte, aber etwas rascher als jenes der *emarginatus*-Larven, und durchschnittlich $2^1/_2$—3 Wochen dauerte. Die Dauer der Metamorphose in der Puppenwiege nach der Einbettung war ähnlich wie bei *Lomechusa*, etwa 1 Monat.

Z. B.: 13. Juni 1904 (Luxemburg) waren in einem Lubbocknest von *rufibarbis* ein Dutzend erwachsene Larven in den Puppenhöhlen von der Unterseite des Nestes sichtbar; mehrere derselben waren schon vor 4—5 Tagen eingebettet worden. Am 16. Juni waren 20 Puppenwiegen sichtbar, von denen fünf bereits eine Puppe enthielten. Am 19. Juni 35 Puppenwiegen, in acht bereits eine Puppe. Am 25. Juni waren 31 Puppen vorhanden. Am 27. Juni begannen einige derselben sich bereits blaß rötlich zu färben. Am 30. sah ich drei frischentwickelte, hellrotbraune Käfer in ihren Puppenwiegen, außerdem eine Anzahl Puppen. Viele Puppen waren von den Ameisen herausgezogen und gefressen worden. Am 1. Juli zwang ich die Ameisen

zur Auswanderung durch eine Glasröhre in ein andres Nest; trotz des Einblasens von Tabakrauch setzten sie dem Wohnungswechsel ungewöhnlich hartnäckigen Widerstand entgegen[1], indem sie besonders über den Puppenhügeln sitzen blieben (s. auch Nr. **164**, S. 106). Hierauf wurden sechs frischentwickelte Käfer und sechs Puppen verschiedener Reifestadien herausgenommen und in Bolles-Leescher Mischung konserviert. Am 4. Juli waren in den Puppenhöhlen noch drei ganz frischentwickelte Käfer sichtbar; sie blieben darin lebend bis zum 12. Juli, am 15. waren sie leider durch Schimmel getötet. Am 16. fing ich an einem der *rufibarbis*-Nester in freier Natur einen frischentwickelten, bereits fast ausgefärbten *At. paradoxus*, der im Begriffe war, an einem Grashalm emporzuklettern und davonzufliegen. Die Entwicklungsdauer im Beobachtungsneste hatte also ungefähr Schritt gehalten mit jener in den Nestern draußen, aus denen die betreffenden Larven geholt worden waren.

Für die Entwicklungsdauer von *Atemeles paradoxus* können wir somit ungefähr ansetzen:

Dauer des Larvenwachstums von Stadium II–IV (1,2–7 mm):	17—23 Tage
Larve in der Puppenwiege	5— 7 Tage
Puppenstand	10—14 Tage
Verweilen des Käfers in der Puppenwiege	8—12 Tage
Zusammen also:	40—56 Tage

oder fast $1^1/_2$—2 Monate.

7c. Entwicklungsdauer der größeren Atemeles-Arten.

Atemeles pubicollis Bris. subsp. *truncicoloides* Wasm. — Da die am 15. und 20. Juli und am 6. August 1909 in Beobachtungsnester mit *Formica truncicola* gesetzten Larven (s. oben unter B, S. 330) — zusammen weit über 50 — bereits fast alle halberwachsen bis erwachsen waren (die jüngeren Stadien wurden meist direkt konserviert), so ließ sich die Dauer des Larvenwachstums nicht mehr genau feststellen. Wahrscheinlich ist sie — nach den Größenbefunden in freier Natur an den erwähnten Tagen und nach dem Fortschritt des Wachstums in den Versuchsnestern — auf etwa 3 Wochen anzusetzen (s. Nachtrag S. 399). Die Einbettung der erwachsenen, 8 mm langen Larven, bzw. ihre Einbohrung in die Erde des Beobachtungsnestes, hatte bei den älte-

[1] Siehe auch S. 347 und 384. — Sonst ziehen die *Formica* sehr rasch um, wenn man in das neue Nest etwas feuchte Erde gibt, Zucker in die Gänge streut und ein schwarzes Tuch auf die obere Glasscheibe legt, während das alte Nest erhellt wird.

sten Larven bereits kurz nach der Einrichtung des Beobachtungsnestes begonnen, am 18. Juli. Der erste Käfer, der die Puppenwiege bereits verlassen hatte und im Neste umherlief, um dasselbe zu verlassen, wurde am 18. August daselbst beobachtet. Die Dauer der Metamorphose in der Puppenwiege ist also ähnlich wie bei *Lomechusa* auf 1 Monat anzusetzen. Bei der gewaltsamen Ausräumung des Beobachtungsnestes am 25. August, wo die Ameisen trotz Einblasens von Tabakrauch von den Puppenwiegen nicht weichen wollten, fanden sich überhaupt nur noch eine fast reife Puppe, eine noch weiße Puppe und eine noch nicht verpuppte Larve in den Puppenwiegen vor. Alle übrigen, mit Ausnahme von drei Käfern, die vom 18.—21. August aus der Puppenwiege gekommen waren[1], sind von den Ameisen wahrscheinlich als Puppen hervorgeholt und gefressen worden.

Die Gesamtdauer der Entwicklung vom jüngsten Larvenstadium (I—II) bis zum Verlassen der Puppenwiege ist für *Atemeles truncicoloides* hiernach auf etwa 7—8 Wochen anzusetzen oder auf beinahe $1\frac{1}{2}$—2 Monate; sie ist somit entschieden länger als bei *Lomechusa*, aber kaum kürzer als bei *Atemeles paradoxus* (s. Nachtrag S. 390).

8. Rückblick auf die Entwicklung von Lomechusa und Atemeles.

Die Entwicklung von *Lomechusa strumosa* verläuft im Larvenstande rascher und gleichmäßiger als bei den *Atemeles*-Arten. Die raschere Entwicklung der *Lomechusa*-Larven ist um so auffälliger, da die jüngsten derselben kleiner und die erwachsenen weit größer sind als die *Atemeles*-Larven. Sie ist wahrscheinlich in letzter Instanz (phylogenetisch) auf die eifrigere und bessere Pflege derselben durch die Wirtsameise (*F. sanguinea*) zurückzuführen. Da *Lomechusa* einwirtig ist und ihre Larvenpflege in vielen aufeinanderfolgenden Jahren in denselben Kolonien stattfindet, während unter den doppelwirtigen *Atemeles* die kleineren Arten bei ihrem Wirtswechsel häufiger in noch nicht infizierte Kolonien ihres Larvenwirtes geraten, während die größeren *Atemeles*-Arten sogar alljährlich eine andre

[1] Aus dem betreffenden *truncicola*-Neste in freier Natur hatte ich schon vom 4. August an die frischentwickelten *Atemeles* hervorkommen gesehen (oben S. 331); manche schon früher entwickelte werden mir entgangen sein, weil ich noch nicht auf die betreffende Tageszeit (morgens und abends) achtete. — Wie in freier Natur, so suchten die *truncicola* auch im Beobachtungsnest die entweichenden *Atemeles* einzufangen und zurückzubringen. Besonders die kleinsten Arbeiterinnen waren sehr eifrig im Fange der Käfer. Zweien, die einen Flugversuch machten, wurden die Flügel teilweise ausgerissen, ohne die Käfer im übrigen zu verletzen.

»Zentralkolonie« ihres Larvenwirtes zu wählen scheinen (s. oben unter A, S. 291, 301, 308), ist es leicht verständlich, daß die Larvenpflege von *Lomechusa* sich in symphiler Richtung vollkommener entwickeln konnte als jene der *Atemeles*. Bezüglich der Dauer der Metamorphose in der Puppenwiege sind dagegen die Unterschiede zwischen *Lomechusa* und *Atemeles* relativ geringer.

Betrachten wir die Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* in ihrer morphologischen Eigenart und ihrer Lebensweise zusammenfassend, so finden wir, daß die Larven in noch höherem Grade in symphiler Richtung modifiziert sind als die Imagines. Die Anpassung dieser Larven an die Brutpflege durch die Ameisen hat sie in den verschiedenen Stadien (I—IV) ihrer Entwicklung völlig umgewandelt und von dem gewöhnlichen Typus der Aleocharinenlarven (und der Staphylinidenlarven überhaupt) so weit entfernt, daß Ganglbauer mit Recht an der Zugehörigkeit der durch Sahlberg beschriebenen *Lomechusa*-Larven zu *Lomechusa* zweifeln konnte, bis durch meine Zuchtversuche der Beweis für ihre Zusammengehörigkeit erbracht war. Und was für das den Curculionidenlarven äußerlich ähnliche Stadium IV dieser Larven gilt, hat in noch höherem Grade für die Stadien I—III Geltung, welche von den Jugendstadien der Staphylinidenlarven noch weiter abweichen.

Die symphile Anpassung der Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* an ihre Wirte ist ursprünglich eine Folgeerscheinung der symphilen Anpassung der Imagines, und deshalb auch später als die Symphilie der Imagines entstanden zu denken. Erst mußte die letztere einen gewissen Grad erreicht haben, bevor die Ameisen die Pflege, die sie den Käfern angedeihen ließen, auch auf die Larven derselben übertrugen und ihren Brutpflegeinstinkt auf jene Adoptivlarven ausdehnten. Merkwürdigerweise ist dies nur von Seite der *Formica* geschehen, welche demgemäß die Larvenwirte sämtlicher *Lomechusini* geworden sind, während bei den Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa* die Imagines später zu anderen Wirtsgattungen (*Myrmica* bzw. *Camponotus*) übergingen[1]. Da die *Formica* allein heute noch die Larvenwirte aller dieser drei Gattungen sind, müssen wir

[1] Vgl. hierüber besonders Nr. **154**, S. 46 (568) ff. und Nr. **179**. Daß die Differenzierung der Arten bei den größeren *Atemeles* heute noch nicht abgeschlossen ist, wurde ebendort gezeigt. — Daß sämtliche *Lomechusini* heute noch ihre Larven bei *Formica* erziehen lassen, kann für *Atemeles* und *Xenodusa* nicht als »Atavismus« bezeichnet werden, da es sich nicht um einen Rückschlag in eine phylogenetisch ältere Lebensweise, sondern vielmehr um eine Beibehaltung derselben im Larvenstande handelt.

annehmen, daß nur bei *Formica* die neuropsychischen Anknüpfungspunkte sich fanden für die Ausdehnung der eigenen Brutpflege auf jene der genannten Käferlarven. Ohne dieses »psychische Korrelat« wäre die Entstehung der Symphilie der Larven der *Lomechusini* nicht möglich gewesen und infolgedessen auch nicht die progressive Weiterentwicklung der Symphilie der Imagines. Während nämlich früher die Pflege, welche die Ameisen jenen Käfern zuwandten, nur auf die Imagines sich bezogen hatte, ging sie von da an auch auf die Larven derselben über. Hiermit trat selbstverständlich eine bedeutende Steigerung der züchtenden Wirkungen der »Amikalselektion« ein, durch welche die drei Gattungen der *Lomechusini* in der heutigen Form ihrer Arten entstanden sind[1]. Am vollkommensten konnten sich diese Wirkungen zeigen bei der Gattung *Lomechusa*, deren Arten einwirtig blieben, indem hier dieselbe *Formica*-Art Käfer und Larven pflegt. Dem entspricht auch der höhere Grad der symphilen Entwicklung, den wir bei *Lomechusa* gegenüber *Atemeles* und *Xenodusa* finden, und zwar sowohl bei den Käfern als bei ihren Larven. Bei *Lomechusa* finden wir nämlich eine vollkommene Differenzierung der Larve in vier Stadien bei rascherer Entwicklung, während bei den kleineren *Atemeles* nur drei Stadien bekannt sind, und bei den größeren *Atemeles* Stadium I und II wenigstens nicht so scharf getrennt sind wie bei *Lomechusa*; die *Xenodusa*-Larven endlich stehen in der symphilen Umbildung weit zurück gegenüber den beiden andern Gattungen, mit Ausnahme der Untergattung *Pseudolomechusa* (*X. Sharpi* Wasm.), welche auch in ihrer Larvenform *Lomechusa* ähnlich ist (s. oben S. 368). In psychischer Beziehung ist jedoch mit der Einwirtigkeit von *Lomechusa* insofern ein Rückschritt verbunden, als die Imagines sich den Ameisen gegenüber weit passiver verhalten als die *Atemeles*, deren höhere Initiative (Aufforderung zur Fütterung nach Ameisenart, usw.) eben durch ihre Doppelwirtigkeit bedingt ist.

Daß die symphile Anpassung der *Lomechusini* im Laufe ihrer Stammesgeschichte nicht eine bloß einseitige war, die nur die Gäste beeinflußte, welche allein als Imagines wie als Larven die symphilen Anpassungscharaktere zeigen, sondern in instinktiver Beziehung eine gegenseitige, indem bei den betreffenden Ameisenarten sich die erbliche Neigung zur Pflege der Imagines und (bei den *Formica*) später auch der Larven derselben sich entwickelte, wird durch die Tatsachen selber uns nahegelegt. Auf der vorhandenen Grundlage des Brut-

[1] Über das Verhältnis derselben zur Naturalselektion s. besonders Nr. **173**, S. 164ff.

pflegeinstinktes der Wirte traten spezifische Differenzierungen desselben in Bezug auf bestimmte fremde Objekte — nämlich in Bezug auf die verschiedenen *Lomechusini* und deren Larven — im Laufe der Stammesgeschichte auf, wie wir sie heute tatsächlich als spezifisch begrenzte »Symphilieinstinkte« vorfinden, vermöge deren z. B. *Formica sanguinea* nur die *Lomechusa* und deren Larven dauernd pflegt und erzieht, *F. rufibarbis* nur den *Atemeles paradoxus* und dessen Larven, *F. fusca* nur den *Atemeles emarginatus* und dessen Larven, usw. usw. Hiermit dürfte weiteren Mißverständnissen der von mir angenommenen Symphilieinstinkte und der Wirkungsweise der Amikalselektion vorgebeugt sein.

Schlußbemerkung.

In vorliegender Arbeit konnte nur ein kleiner Teil meines biologischen Materials über *Lomechusa* und *Atemeles* verwertet werden. Namentlich die für die Entwicklungbedingungen der Symphilie so wichtigen »internationalen Beziehungen«[1] der Arten beider Gattungen, über welche viele Hunderte von Beobachtungen und Versuchen, über 30 Jahre und etwa 40 Ameisenarten sich erstreckend, in meinen Notizbüchern vorliegen, konnten hier gar keine Berücksichtigung finden. In morphologischer und morphogenetischer Beziehung wäre ferner die Anatomie und Histologie der mir vorliegenden Entwicklungsstände von *Lomechusa* und *Atemeles* noch eigens zu behandeln. Aber wir sind durch die vorliegende Arbeit wenigstens einen kleinen Schritt vorangekommen in der biologischen Kenntnis der Lebensweise, der Fortpflanzung und Entwicklung dieser interessanten Symphilen.

Nachtrag.

Über Atemeles pubicollis truncicoloides Wasm.

[Zu S. 282, 291, 301, 305, 308ff., 312 Anm. 2, 330ff., 361, 376ff., 379, 383ff.]

Über die Entdeckung dieses *Atemeles* und seiner Larven in der *truncicola*-Kolonie I zu Lippspringe in Westfalen Mitte Juli 1909 ist an den obenzitierten Stellen dieser Arbeit berichtet worden. Im Sommer 1910 trieb diese Kolonie keine *Atemeles*-Zucht (s. oben S. 331), auch in den folgenden Jahren nicht, als ich die Kolonie wiederum unter-

[1] S. hierüber Nr. **20** und **24** und einzelne Versuchsserien in manchen späteren Arbeiten (z. B. **146**, **149**, **162**, **173**).

suchte. Die durch die sehr starke *Atemeles*-Zucht von 1909 erheblich geschwächte Kolonie bewohnte in diesen Jahren nur noch ein einziges Nest in einem kleinen morschen Baumstrunk, welcher durch einen fast halbkugelförmigen Kuppelbau aus feinem Material (vorwiegend trockene Grashalme) von 22 cm Höhe und 1,50 m Umfang ganz bedeckt war[1]. Eine schöne Photographie dieses Nestes wurde am 25. V. 1915 aufgenommen, wo ich wiederum in Lippspringe zur Kur weilte. Diese Photographie wird mit andern Vergleichsaufnahmen von *truncicola*-Nestern verschiedener Gegenden im II. Band meines Werkes »Gesellschaftsleben der Ameisen« (I. Bd. Münster i. W. 1915 erschienen) gegeben werden.

Pseudogynen konnte ich in allen diesen Jahren im Neste der Kol. I nicht bemerken; wohl aber waren relativ viel mehr mittlere und namentlich kleine Arbeiterinnen vorhanden als in andern, nicht infizierten *truncicola*-Kolonien desselben Gebietes, in denen die großen Arbeiterinnen verhältnismäßig überwogen.

Durch die mutwillige Zerstörung des Haufens von unbekannter Hand Ende Mai 1915 wurden die Ameisen zur Auswanderung veranlaßt. Ich fand ihr neues Nest, das fast 20 m davon entfernt in dem nämlichen ziemlich dichten, gemischten Gehölz sich befand, erst am 11. Juni wieder, als der Umzug, auf welchem mehrere Tage lang eine Zwischenstation unter dichtem Tannengebüsch angelegt wurde, noch nicht vollendet war. Bei Beobachtung dieses Umzugs, bei welchem die Ameisen von ihren Gefährtinnen wie gewöhnlich aufgerollt im Maule getragen wurden — die Trägerin war meist eine größere Arbeiterin —, fing ich am 11. VI auch eine große *truncicola*-☿ ab, die einen ganz unbeweglich sich verhaltenden *Atemeles truncicoloides* im Maule trug (siehe die analogen Beobachtungen S. 312 Anm. 2, besonders jene vom 9. VIII. 1909). Über dem neuen Neste, das neben einer jungen Lärche in dichtem, hohem Moos angelegt war und bereits einen mehrere Decimeter im Umfang messenden Haufenbau aus trockenen Grashalmen zeigte, beobachtete ich an demselben Tage auch eine von der Galgenspinne (*Theridium triste*)[2] an einem Grashalm aufgehängte große *truncicola*-

[1] Im Gegensatz zu den *truncicola*-Nestern von Lippspringe, die sämtlich Kuppelbauten aus relativ feinem Pflanzenmaterial, entweder um alte Strünke oder frei im Grase angelegt, sind, fand ich bei Luxemburg-Stadt fast alle Nester dieser Ameise unter Steinen, mit einem relativ viel kleineren Haufenbau. Siehe die Statistik der *truncicola*-Kolonien bei Luxemburg in der Arbeit Nr. **168**.

[2] Siehe Nr. 78: Ameisenfang von *Theridium triste* Hahn (Zool. Anzeig. XXI, 1898, Nr. 555, S. 230—232). Daselbst sind meine früheren Beobachtungen über

Arbeiterin, die bereits ausgesogen und trocken war. Am 12. VI. fing ich ebendort die glänzend schwarze Spinne selber, als sie gerade damit beschäftigt war, eine zweite große *truncicola* auszusaugen, die an einem Spinnfaden wie an einem Galgenstrick herabhing.

Um festzustellen, wann die *Atemeles*-Zucht bei *F. truncicola* beginnt — 1909 hatte ich sie von Mitte Juli bis Mitte August in dieser Kolonie beobachtet — und wie groß die Zahl der Elternpärchen von *Atemeles* im Neste sei (s. oben S. 331), beschloß ich, das neue Nest der Kolonie I vollständig auszugraben. Dies geschah am 14. VI., an einem kühlen Morgen (9° C. Lufttemperatur), um die Ameisen mit ihrer Brut und ihren Gästen vollzählig beisammenzutreffen und das Fortschleppen und Verstecken der Brut während der Ausgrabung zu verhüten.

Unter dem kleinen Nesthaufen erstreckte sich das Nest in der Erde bis auf eine Tiefe von 4,5 dm, dem Laufe der Baumwurzeln folgend. Es wurden etwa 3000 Arbeiterinnen gefunden nebst einer dicken, 11 mm langen Königin, die tief unten im Neste saß. Wegen der vielen kleinen Wurzeln, die den Boden durchsetzten, war es sehr schwer, die Nestkammern unversehrt auszuheben; leider wurde dabei die Königin verletzt und mußte in Alkohol gesetzt werden. Unter den ☿☿ waren etwa 50% kleine (4—5 mm), 40% mittlere (6—7 mm) und nur 10% große (8—9 mm), letztere meist mit einem großen gelben Fleck jederseits an der Hinterleibsbasis[1]. Unter den kleinen ☿☿ waren etwa 5% blaß gelbbraune oder dunkel gelbgraue, mißfarbige Individuen, ähnlich wie sie in infizierten *sanguinea*-Kolonien vor der Pseudogynenerziehung auftreten. Pseudogynen sah ich keine darunter.

In etwa 4 dm Tiefe, in den letzten, mit Ameisen dicht gefüllten Kammern in der Nähe der Königin, wurden zwei alte *Atemeles truncicoloides* gefunden, also mit dem am 11. VI. beim Transport abgefangenen drei Stück. Unter diesen muß wenigstens ein Männchen gewesen sein, da die Paarung unterirdisch noch mehrere Wochen lang fortgesetzt zu werden pflegt. Somit wurden in dieser *truncicola*-Kolonie in diesem Jahre höchstens zwei Elternpärchen festgestellt. 1909 können aber mehrere vorhanden gewesen sein.

An Brut wurde getroffen: Eierklumpen von Arbeiterinnen (d. h.

---

den Ameisenfang der Galgenspinne erwähnt, die ich bei Nestern von *F. rufibarbis*, *sanguinea*, *fusca* und *rufa* beobachtete.

[1] Ich erwähne diese Färbungseigentümlichkeit deshalb, weil die großen ☿☿ der übrigen mir bekannten *truncicola*-Kolonien eine ganz gelbe bis gelbrote Hinterleibsbasis haben, ohne eine schmale Unterbrechung der gelben Färbung in der Mitte, wie sie hier bei der Mehrzahl der großen ☿☿ vorlag.

Eier, welche Arbeiterinnen liefern), aber nicht zahlreich; ferner 3—4 Dutzend junger Arbeiterlarven von 1,5—5 mm Länge; endlich etwa 25 *Atemeles*-Larven von 3—6,5 mm Länge und einige wenige ganz junge auf den Eierklumpen der Ameisen. (Diese konnte ich nicht näher untersuchen, da sie in der Erde des Nestes verloren gingen.) Kokons von geflügelten Geschlechtern, die in andern *truncicola*-Kolonien desselben Gebietes um eben jene Zeit zahlreich waren, wurden gar keine gefunden. Die *Atemeles*-Zucht war also 1915 bereits ganz an die Stelle der Weibchenerziehung getreten, während 1909 noch ziemlich viele geflügelte Weibchen in dieser Kolonie erzogen wurden (s. oben S. 330).

Unter den *Atemeles*-Larven sind somit Mitte Juni in Kol. I drei Serien angetroffen worden: 1. Larven von 6—6,5 mm Länge, noch nicht erwachsen, etwa 14—18 Tage alt; 2. Larven von 3—4 mm, etwa 6—8 Tage alt; 3. ganz junge, erst wenige Tage alte Larven (?). Die *Atemeles*-Zucht hat also in dieser Kolonie 1915 Ende Mai begonnen, wie ich für 1909 (s. oben S. 301 und 330) vermutet hatte, und würde bis Mitte August nach Analogie von 1909 im ganzen wenigstens sechs Larvenserien ergeben haben in einer zweieinhalbmonatlichen Larvenperiode.

Am 14. Juni 1915 wurde mit dem bei der Ausgrabung mitgenommenen Material ein Beobachtungsnest eingerichtet, etwa 150 *truncicola*-Arbeiterinnen, 25 *Atemeles*-Larven und zwei Dutzend junge Arbeiterlarven und Eierklumpen umfassend. Die *Atemeles*-Larven werden von den Ameisen eifrig gepflegt, oft beleckt und gefüttert und vielfach andauernd im Maule gehalten. Sie sind viel unruhiger als die *Lomechusa*-Larven und kriechen bei Erhellung des Nestes sofort unruhig umher oder vergraben sich im Nestmaterial, wenn sie nicht vorher von einer Ameise erfaßt und fortgetragen werden. Die beiden alten *Atemeles* sitzen mitten unter den *truncicola*; ihre Beleckung konnte ich oft beobachten, einigemal auch ihre Fütterung, die nach Ameisenart (nicht nach Larvenart) erfolgt.

Am 20. VI. war trotz der reichlichen Fütterung noch keine der ältesten *At.*-Larven erwachsen. Die ersten sechs Larven in ihren Puppenhöhlen wurden am 27. VI. gesehen. Die individuelle Wachstumsdauer der Larven von *At. truncicoloides* beträgt somit $3^1/_2$—4 Wochen (s. oben S. 383). Am 7. VII. waren sieben *At.*-Puppen vorhanden.

Die beiden alten *At.* sind ein Pärchen; Kopula 7. VII. beobachtet. 22. VII. erschien ein Klumpen junger (1 mm langer) *At.*-Larven, von einer ☿ umhergetragen. Seit 4 Wochen waren überhaupt keine Eier mehr im Nest. Also abermals Viviparität (s. S. 361 f.).

Literaturverzeichnis.

Die einschlägigen Arbeiten anderer Autoren sind bereits in Anmerkungen zum Texte erwähnt. Hier füge ich, wie bereits in der Einleitung (S. 234) bemerkt wurde, der leichteren Übersicht halber ein Verzeichnis meiner Publikationen bei, die über *Lomechusa*, *Atemeles* und das echte Gastverhältnis handeln, sowie jener andern Publikationen, welche in vorliegender Arbeit zitiert sind. Ich folge dabei bis 1909 der Numerierung meiner Arbeiten, welche Beiträge zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen (mit Einschluß der sozialen Symbiose) enthalten, wie sie im Literaturverzeichnis der 2. Auflage der »Psychischen Fähigkeiten der Ameisen« (Nr. **164**, S. 183—188) gegeben ist. Da von 1909 an keine Fortsetzung jener Liste erschienen ist, lasse ich hier eine vollständige Fortführung des Literaturverzeichnisses von Nr. **164** folgen. Die über *Lomechusa*, *Atemeles* oder das echte Gastverhältnis näher handelnden Arbeiten sind mit einem Sternchen (*) versehen.

1886—1908.

***1.** Über die Lebensweise einiger Ameisengäste. I. Teil. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1886. I. S. 49—66.

2. Über die Lebensweise einiger Ameisengäste. II. Teil. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1887. I. S. 108—122.

***3.** Über die europäischen Atemeles. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1887. I. S. 97 bis 107.

***5.** Beiträge zur Lebensweise der Gattungen Atemeles und Lomechusa. Haag 1888. — Sep. aus Tijdschr. v. Entomol. XXXI. S. 245—328 (1 bis 84 Separ.).

9. Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte von Dinarda. — Wien. Ent. Ztg. 1889. 4. Heft. S. 153—162.

***11.** Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste. Haag 1890. — Sep. aus Tijdschr. v. Entomol. XXXIII. S. 27—97 und Taf. I. Zweiter Nachtrag S. 262—266.

18. Verzeichnis der Ameisen und Ameisengäste von Holländisch-Limburg. Haag 1891. — Sep. aus Tijdschr. v. Entomol. XXXIV. S. 39—64.

***20.** Vorbemerkungen zu den internationalen Beziehungen der Ameisengäste. — Biol. Centralbl. XI. 1891. Nr. 11. S. 331—343.

21. Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Münster 1891.

22. Neue Termitophilen, mit einer Übersicht über die Termitengäste. — Verh. Zool Bot. Ges. Wien 1891, S. 647—658 und Taf. VI.

***24.** Die internationalen Beziehungen von Lomechusa strumosa. — Biol. Centralbl. XII. 1892. Nr. 18—21.

25. Zur Biologie einiger Ameisengäste. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1892. II. S. 347—351.

33. Die europäischen Dinarda, mit Beschreibung einer neuen deutschen Art. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1894. II. S. 275—280.

*34. Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte von Atemeles pubicollis, mit einem Nachtrag über Atemeles emarginatus. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1894. II. S. 281—283.

*35. Über Atemeles excisus Thoms. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1894. II. S. 283 bis 284.

*38. Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Mit Angabe der Lebensweise und Beschreibung neuer Arten. Berlin 1894. (S. 61—65.)

*45. Zur Biologie von Lomechusa strumosa. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1895. II. S. 294.

*46. Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. — Biol. Centralbl. XV. 1895. Nr. 16 u. 17, S. 606—646.

49. Dinarda-Arten oder -Rassen? — Wien. Ent. Ztg. 1896. 4. und 5. Heft. S. 125—142.

*51. Die Myrmekophilen und Termitophilen. Leyden 1896. — Compt. Rend. III. Congr. Intern. Zool., S. 410—440.

*56. Revision der Lomechusa-Gruppe. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1896. II. S. 244—256.

*57. Selbstbiographie einer Lomechusa. — Stimm. Maria-Laach. LII. 1897. 1. Heft.

59. Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere. Freiburg i. Br. 1897. 2. Aufl. 1900.

*60. Zur Entwicklung der Instinkte (Entwicklung der Symphilie). — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 1897. 3. Heft. S. 168—183.

*69. Eine neue Xenodusa aus Colorado, mit einer Tabelle der Xenodusa-Arten. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 273—274.

*70. Zur Biologie der Lomechusa-Gruppe. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 275—277.

*75. Zur Biologie und Morphologie der Lomechusa-Gruppe. — Zool. Anzeig. 1897. Nr. 546. S. 463—471.

*83. Erster Nachtrag zu den Ameisengästen von Holländisch-Limburg, mit biologischen Notizen. Haag 1898. — Tijdschr. v. Entom. XLI. S. 1 bis 18.

*85. Die Gäste der Ameisen und der Termiten. — Illustr. Ztschr. f. Entom. 1898, Heft 10—16.

*95. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. — Zoologica. Heft 26. S. 1 bis 133, mit 3 Taf. Stuttgart 1898.

*105. Weitere Nachträge zum Verzeichnis der Ameisengäste von Holländisch-Limburg. — Tijdschr. v. Entom. XLII. 1899. S. 158—171.

*109. Über Atemeles pubicollis und die Pseudogynen von Formica rufa. — Deutsche Ent. Ztschr. 1899. II. S. 407—409.

114. Neue Dorylinengäste aus dem neotropischen und dem äthiopischen Faunengebiet. — Zool. Jahrb. System. XIV. 3. 1900. S. 215—289 u. 2 Taf.

*118. Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Zugleich mit allgemeinen Bemerkungen über die Entwicklung der Myrmekophilie und Termitophilie und über das Wesen der Symphilie. — Biolog. Centralbl. XXI. 1901. Nr. 22 u. 23.

120. Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. — Allgem. Ztschr. f. Entom. VI. 1901. Nr. 23 und 24; VII. 1902. Nr. 1—21. (Separ. 78 S. mit 1 Taf.)

124. Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung Termitoxenia. Jena 1902 mit 1 Taf. — Verh. V. Intern. Zoologenkongr. 1901. S. 852—872.

130. Biologische und phylogenetische Bemerkungen über die Dorylinengäste der alten und der neuen Welt, mit spezieller Berücksichtigung der Konvergenzerscheinungen. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1902. S. 86—98 und Taf. I.

***131.** Neue Bestätigungen der Lomechusa-Pseudogynentheorie. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1902. S. 98—108 und Taf. II.

***134.** Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen. — Biol. Centralbl. XXIII. 1903. Nr. 2, 5, 6, 7, 8 (Untersuchung der Exsudatorgane und Exsudatgewebe), mit 24 Fig.

135. Zum Mimikrytypus der Dorylinengäste. — Zool. Anz. XXVI. 1903. Nr. 704. S. 581—590.

***136.** Zur Brutpflege der blutroten Raubameise. — Insektenbörse. XX. 1903. Nr. 35. S. 275—276.

137. Die Thorakalanhänge der Termitoxeniidae, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1903. S. 113—120, mit 2 Taf.

138. Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirte vom oberen Congo. — Zool. Jahrb. Supplem. VII. 1904. S. 611—682, mit 3 Taf.

***140.** Ein neuer Atemeles aus Luxemburg. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1904. I. S. 9—11.

***143.** Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. 2. Aufl. (9. Kapitel.) Freiburg i. Br. 1904.

145. Die phylogenetische Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste. — Compt. Rend. VI. Congr. Int. Zool. 1904. S. 436—448, mit 1 Taf.

***146.** Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Centralbl. XXV. 1905. Nr. 4—9. (Mit vielen Beobachtungen über Atemeles, Lomechusa usw.)

***149.** Zur Lebensweise von Atemeles pratensoides. — Ztschr. f. wissensch. Insektenbiol. II. 1906. Heft 1 u. 2.

***154.** Beispiele recenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. — Festschr. f. Rosenthal. Leipzig 1906. S. 43—58; Biol. Centralbl. XXVI. Nr. 17—18. S. 565—580.

***157.** Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. 3. Aufl. Freiburg i. Br. 1906. (10. Kap. über die Stammesgeschichte der Ameisengäste und der Termitengäste usw.)

***162.** Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Centralbl. XXVIII. 1908. Nr. 8—13 und 22. (Mit Beobachtungen über Atemeles, Lomechusa usw.)

1908—1913.

*164. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Mit einem Ausblick auf die vergleichende Tierpsychologie. 2. Aufl. Stuttgart 1909. Mit 5 Taf. (Zoologica. Heft 26. 2. Aufl.) (Kap. VI über Mimikry bei Ameisengästen. Anhang II. Beschreibungen neuer myrmekophiler Staphyliniden.)

165. Myrmechusa, eine neue Gattung zwischen Myrmedonia und Lomechusa. — Ann. Mus. Civ. Genova. XLIV. Nov. 1908. S. 39—42, mit 5 Fig.

166. Termitophilen. Ein neues termitophiles Staphylinidengenus (Termitotelus Schultzei) nebst andern Bemerkungen über Gäste von Hodotermes. Mit 1 Taf. — L. Schultze, Forschungsreise im westl. u. zentral. Südafrika 1903—1905. I. S. 239—243. — Denkschriften mediz. naturw. Ges. Jena. XIII. 1908. S. 441—445.

167. Zur Geschichte des sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. — Naturw. Wochenschr. 1909. Nr. 26. S. 401—407, mit 5 Fig.

*168. Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. III. Teil. Mit 5 photogr. Taf. Luxemburg 1909. — Arch. trimestr. Inst. Grand-Ducal IV. Fasc. 3 u. 4. S. 1—114. (Über Lomechusa und Pseudogynen S. 49—72.)

169. Die progressive Artbildung und die Dinarda-Formen. Mit 2 Fig. — Natur u. Offenbarung LV. 1909. Heft 6. S. 321—346.

170. Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. — Biol. Centralbl. XXIX. 1909. Nr. 19—22.

171. Myrmecosaurus, ein neues myrmekophiles Staphylinidengenus. — Zool. Anzeig. XXXIV. Nr. 24—25. 1909. S. 765—768.

172. Über gemischte Kolonien von Lasius-Arten. Kritische Bemerkungen und neue Beobachtungen. — Zool. Anz. XXXV. Nr. 4—5. 1909. S. 129—141.

*173. Über Wesen und Ursprung der Symphilie. — Biol. Centralbl. XXX. 1910. Nr. 3—5.

174. Staphylinus-Arten als Ameisenräuber. — Ztschr. f. wissensch. Insektenbiol. XV. 1910. Heft 1—2.

175. Nils Holmgrens neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie. — Biol. Centralbl. XXX. 1910. Nr. 9. S. 303—310.

176. Ameisenpsychologie. Vortrag auf der Versammlung d. Görresgesellsch. zu Regensburg 1909. — 3. Vereinsschr. d. Görresges. S. 84—107, mit 3 Taf. Köln 1909.

177. Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Centralbl. XXX. 1910. Nr. 13—15.

178. Termiten von Madagaskar, den Comoren und Inseln Ostafrikas. — Voeltzkow, Reise in Ostafrika 1903—1905. Bd. III. Stuttgart 1910. S. 117 bis 127. (Über parasitische Calotermes S. 120.)

*179. Die Anpassungscharaktere der Atemeles. Mit einer Übersicht über die mitteleuropäischen Verwandten von At. paradoxus. — Extr. I. Congr. Intern. d'Entomol. 1910. S. 265—272.

*180. Die Doppelwirtigkeit der Atemeles. — Deutsch. Entom. Nationalbibl. I. 1910. Nr. 7 und 8.

*181. Atemeles siculus Rottbg und seine Verwandten. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1911. I. S. 39—43.

182. Zur Kenntnis der Gattung Pleuropterus und andrer Paussiden. — Ann. Soc. Ent. Belg. LIV. 1910. Nr. XI. S. 392—402.

*183. Gibt es erbliche Instinktmodifikationen im Verhalten der Ameisen gegenüber ihren Gästen? — Zool. Anzeig. XXXVII. Nr. 1. 1911. S. 7—18.

*184. Die Ameisen und ihre Gäste. — Extr. d. I. Congr. Internat. d'Entomol. 1910. S. 209—234 u. Taf. XII—XVII.

185. Termitophile Coleopteren aus Ceylon. — Sep. aus Escherich, Termitenleben auf Ceylon 1911. S. 231—232.

*186. Selbstbiographie einer Lomechusa. 2. vermehrte Aufl. (s. Nr. 57) — Urania (Wien). IV. Nr. 33. 12. Aug. 1911.

187. Ein neuer Paussus aus Ceylon, mit einer Übersicht über die Paussidenwirte. — Tijdschr. v. Entomol. LIV. 1911. 3. u. 4. Lief. S. 195—207, mit 1 Taf.

188. Zur Kenntnis der Termiten und Termitengäste vom belg. Congo. — Rev. Zool. Afric. (Bruxelles) I. 1911. Fasc. 1—2. Taf. III—VIII.

189. Escherichs Termitenleben auf Ceylon. — Biol. Centralbl. XXXI. 1911. Nr. 13 u. 14. (Gäste von Odontotermes obesus, S. 401ff.)

190. Über Myrmekophilen und deren Anpassungserscheinungen. — Versl. Ned. Entom. Ver. 66. Zommerverg. 1911. S. XXXV—XXXVIII.

191. (Wasmann und Holmgren.) Tabelle der Termitophya- und der Xenogaster-Arten. — Zool. Anzeig. XXXVIII. Nr. 18—19. 1911. S. 428—429.

192. Neue Beiträge zur Kenntnis der Termitophilen und Myrmekophilen. — Ztschr. f. wissensch. Zool. CI. 1912. Heft 1—2. S. 70—115 u. Taf. V bis VII.

193. Neue Anomma-Gäste aus Deutsch-Ostafrika. — Entomol. Rundschau XXIX. 1912. Nr. 6. S. 41—43.

194. Mimanomma spectrum, ein neuer Dorylinengast des extremsten Mimikrytypus. — Zool. Anzeig. XXXIX. Nr. 15—16. 1912. S. 473—481.

195. Zwei neue Paussiden und ein neuer Rhysopaussine aus Niederl. Indien. — Tijdschr. v. Entomol. LV. 1912. 4. Lief. S. 255—261, mit 1 Taf.

196. Das Seelenleben der Ameisen. — Vortrag auf d. 51. Vers. deutsch. Philolog. u. Schulmänner in Posen 5. Okt. 1911. — Unterrichtsbl. für Mathematik u. Naturwiss. 1912. Nr. 3. (11 S. Separ.)

197. H. Sauters Formosa-Ausbeute. Paussidae (Col.). — Supplementa Entomologica. 1912. Nr. 1. S. 1—4 u. Taf. I.

198. Revision der Termitoxeniinae von Ostindien u. Ceylon. — Ann. Soc. Ent. Belg. LVII. 1913. Nr. 1. S. 16—22[1].

199. Neue Beispiele der Umbildung von Dorylinengästen zu Termitengästen. — Verh. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte 1912. II. 1. Häfte. S. 254—257.

200. Ein neuer Fall zur Geschichte der Sklaverei bei den Ameisen. — Verh. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte 1912. II. 1. Hälfte. S. 264—268.

201. Lasius emarginatus Ol., eine kartonnestbauende Ameise. — Biol. Centralbl. XXXIII. 1913. Nr. 5. S. 264—266, mit 1 Taf. (Mit Angabe der Gäste.)

202. Gäste von Eciton praedator Sm. aus dem Staate Espirito Santo (Sudbrasilien). — Entomol. Mitteilungen (Berlin) II. 1913. Nr. 12. S. 376—380.

[1] In der Unterschrift der Fig. 2, S. 18 muß es heißen Termitoxenia (nicht Termitosphaera) Butteli.

203. Ein neuer Paussus aus Südindien, mit Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Paussiden. — Entomol. Mitteilungen (Berlin) II. 1913. Nr. 12. S. 381—383.

*204. Ants and their guests. — Smithson. Report f. 1912, S. 455—474, mit 10 Taf. Publication 2210. Washington 1913.

Erklärung der statistischen Karte der Sanguinea-Kolonien bei Exaten 1895—1899.

Siehe im Text S. 258ff. sowie die Erklärung der Buchstaben, Ziffern und Farben links auf der Karte selbst.

Bemerkungen.

Die im Maßstab 1:4000 angefertigte Originalkarte mußte, aus Rücksicht auf das Format der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« bei der Reproduktion auf drei Viertel ihrer Größe reduziert werden, so daß also jetzt die Distanzen auf der Karte dem Maßstab 1 : 5000 entsprechen. Dadurch sind selbstverständlich die wirklichen Entfernungen zwischen manchen nahe beieinander gelegenen Kolonien, die nicht enger beisammen eingezeichnet werden konnten, relativ noch mehr vergrößert, als es bereits auf der Originalkarte der Fall war (siehe im Text S. 259). Der statistisch-biologische Wert der Karte wird jedoch durch diese unvermeidliche Abweichung von den tatsächlichen Distanzverhältnissen einiger Kolonien nicht beeinflußt.

Es sei noch bemerkt, daß die in schwarzen Klammern stehenden Kolonien solche sind, die später auswanderten und nicht weiter kontrolliert werden konnten.

Der *Lomechusa*-Pseudogynen-Bezirk I. liegt außerhalb des 4 qkm-Gebietes. Es wurde trotzdem auf der Karte eingetragen, weil ich an jener Stelle 1887 die ersten *Lomechusa*-haltigen und später pseudogynenhaltigen Kolonien traf. Ihre Numerierung erfolgte jedoch erst im Frühjahr 1898 in der chronologischen Reihenfolge ihrer damaligen Wiederauffindung.

Die Kolonien 500 und 501, die ebenfalls außerhalb des Hauptgebietes, südlich von Bezirk V lagen, sind in der rechten unteren Ecke der Karte eigens eingetragen (siehe S. 263 und 306, Anm.)

Die nördlich von der Landstraße Roermond-Weert liegenden Kolonien gehen an ihrer nördlichen Grenze ebenfalls über das 4 qkm Gebiet hinaus. Sie haben, weil dort keine Pseudogynen-Bezirke sich fanden, keine großen römischen Bezirksziffern erhalten. Kol. 21, 38 und 39, die oberhalb des Bezirkes VIII an der Straße lagen, sind noch zu letzterem Bezirke gerechnet worden.

Aus der Verteilung der roten und blauen Striche der *Sanguinea*-Kolonien in den acht Pseudogynenbezirken geht unmittelbar hervor, daß die pseudogynenhaltigen Kolonien, welche fast alle aktuell *Lomechusa* züchteten (siehe Text S. 264), die Zentren der *Lomechusa*-Bezirke sind, von denen aus die Infektion ringsum fortschreitet. Aus dem Vergleich dieser Bezirke mit dem nördlich der Straße Roermond-Weert gelegenen *Sanguinea*-Gebiete ergibt sich ferner, daß außerhalb der *Lomechusa*-Bezirke keine Pseudogynen in den *Sanguinea*-Kolonien vorkommen.

Erklärung der Abbildungen[1].

Tafel IX.

Fig. 1 (38 : 1). Medianer Sagittalschnitt durch ein physogastres Individuum von *Termitoxenia Assmuthi* Wasm. aus Nest von *Odontotermes obesus* Ramb.; Ostindien (Assmuth!). (Färbung Hämatoxylin Delafield und Orange-Eosin; Zeiß AA, Projektocul. 2*.)

Die Physogastrie beruht hier hauptsächlich auf der Größe des reifen Eies. Siehe Text S. 237.

o, reifes Ei; *ov*, Ovarium; *f*, Fettzellen; *g*, Gehirn; *gl*, die drei Thorakalganglien mit dem Abdominalganglion; *r*, Rüssel mit den Saugmuskeln im Vorderkopf; *md*, Saugmagen und darüber der Mitteldarm. (Neben dem Objekt sind einige Schnittstücke der Beine, ebenso auch auf Fig. 2 u. 3.)

Fig. 2 (25 : 1). Medianer Sagittalschnitt durch ein Männchen von *Xenogaster inflata* Wasm. aus Nest von *Eutermes fulviceps* Silv., Brasilien (J. P. Schmalz!). (Hämatoxylin Delafield-Eosin. Zeiß AA, Projektoc. 2*.)

Die Physogastrie beruht hier primär auf der Erweiterung des Vormagens, sekundär auf der starken Entwicklung des männlichen Genitalsystems. Siehe Text S. 237.

m, kugelförmig erweiterter Vormagen; *t*, Schnitt durch die Hoden; *ex*, Exsudatknospen (s. Nr. **134**, S. 302).

Fig. 3 (30 : 1). Etwas lateraler Sagittalschnitt durch ein Weibchen von *Xenogaster inflata*. Das übrige wie in Fig. 2.

Die Physogastrie beruht hier primär auf der Erweiterung des Vormagens (*vm*), sekundär auf der starken Entwicklung des weiblichen Genitalsystems, besonders des großen Eies (*o*).

Fig. 4 (12 : 1). *Timeparthenus regius* Silv.[2] aus Nest von *Anoplotermes tenebrosus* Hag., Brasilien (Silvestri!). (Leitz Micros. 42, Projektoc. 2*, Aufnahme in feuchter Kammer.)

Extremste Physogastrie der termitophilen Aleocharinen. Siehe Text S. 237.

Fig. 5 (7 : 1). *Atemeles pubicollis* Bris. subsp. *truncicoloides* Wasm. (Type) aus Nest von *Formica truncicola* Nyl., Westfalen. (Leitz Micros. 42, Projektoc. 2*.) Siehe Text S. 331.

Fig. 6 (7 : 1). *Atemeles pratensoides* Wasm. (Type) aus Nest von *Formica pratensis* Deg., Luxemburg. (Leitz Micros. 42, Projektoc. 2*.) Siehe Text S. 333.

Fig. 7 (7 : 1). *Lomechusa strumosa* F., aus Nest von *F. sanguinea* Ltr., Exaten. In natürlicher Stellung mit aufgerolltem Hinterleib. (Leitz Micros. 42, Projektoc. 2*.) Siehe Text S. 238.

Fig. 8 (7,5 : 1). *Lomechusa strumosa* mit ausgestrecktem Hinterleib, um die gelben Haarbüschel an den Seitenzipfeln der vier ersten freien Abdominalsegmente

---

[1] Die photographischen Aufnahmen wurden sämtlich mit Obernetter Silber-Eosin-Platten von O. Perutz (München) gemacht, die für Mikrophotographie sich am besten bewähren. Bei den Aufnahmen farbiger Schnitte wurde die Gelbgrünscheibe von Zeiß benutzt, ebenso auch bei Fig. 14, 23 und 24.

[2] Die Photographie stellt eine von Silvestri erhaltene Cotype dar.

zu zeigen. (Zeiß Tessar 1 : 6,3, Photographie zweifach vergrößert.) Siehe Text S. 238.

Fig. 9 (7 : 1). Halbpuppe von *Lomechusa strumosa.* Oberansicht. (Leitz Micros. 42, Projektoc. 2*, Aufnahme in feuchter Kammer.) Siehe Text S. 377.

Fig. 10 (7 : 1). Echte Puppe von *Lomechusa strumosa.* Oberansicht. (Aufnahme wie Fig. 9.) Siehe Text S. 379.

Fig. 11 (7 : 1). Dieselbe Puppe wie Fig. 4, Unterseite.

Fig. 12 (4 : 1). Puppenwiege von *Lomechusa strumosa,* mit vertrockneter Larve darin. (Leitz Micros. 42, Projektoc. 2*.) Siehe Text S. 342, 364, 380.

Fig. 13 (4 : 1). Leere Puppenwiege von *Atemeles paradoxus* nach dem Ausschlüpfen des Käfers. (Aufnahme wie Fig. 12.) Siehe Text S. 364 und 380.

Fig. 14 (32 : 1). Junge Larve von *Atemeles paradoxus,* Stadium II. [1,4 × 0,72 mm. Mit Hämalaun (Mayer) gefärbt, Canadabalsampräparat, Luxemburg, VI. 1902. Zeiß AA, Projektoc. 2*, mit Gelbgrünscheibe.] Die Zahlen bedeuten die Reihenfolge der Segmente. Nähere Erklärung der Figur siehe im Text S. 372.

Tafel X.

Fig. 15—21. Entwicklungsstadien der Larve von *Lomechusa strumosa.* (Leitz Micros. 24, bzw. 42, Projektoc. 2*. Seitenansichten. Aufnahmen in feuchter Kammer.) Siehe Text S. 364—366, 325—326. 339 ff.

Fig. 15 (25 : 1). Stadium I. Neugeborene Larve (1 mm).

Fig. 16 (20 : 1). Stadium II (2 mm).

Fig. 17 (12 : 1). Stadium III, Beginn desselben (3 mm).

Fig. 18 (12 : 1). Stadium III, etwas älter (3,2 mm).

Fig. 19 (9,5 : 1). Stadium IV, jung (5 mm).

Fig. 20 (6 : 1). Stadium IV, erwachsen (10 mm).

Fig. 21 (7 : 1). Stadium V. Larve in der Verpuppungshöhle (7,5 mm).

Fig. 22 (230 : 1). Fühler der erwachsenen *Lomechusa*-Larve. Canadabalsampräparat. (Zeiß D, Oc. 2* und Zeichenapparat Abbe.)[1] S. Text S. 366.

Fig. 23 (60 : 1). Unterlippe und Unterkiefer von *Lomechusa strumosa,* Imago. Boraxkarminfärbung, Canadabalsampräparat. Zeiß AA, Projectoc. 2*. Siehe Text S. 369.

lb, Labium mit Zunge und beiderseits die Lippentaster; *m,* Maxillen und beiderseits die Kiefertaster.

Fig. 24 (80 : 1). Unterlippe und Unterkiefer der erwachsenen *Lomechusa*-Larve. (Pikrokarminfärbung, Canadabalsampräparat. Zeiß AA, Projektoc. 2*.) Siehe Text S. 368. Buchstabenerklärung wie in Fig. 23.

Fig. 25 (38 : 1). Medianer Sagittalschnitt durch eine erwachsene *Lomechusa*-Larve. (Färbung Hämatoxylin Grenacher-Eosin; Zeiß AA, Projektionsoc. 2*.) Siehe Text S. 371. Die Ziffern 8 und 9 bezeichnen die Segmente. *md,* Mitteldarm; *m,* Malpighische Gefäße; *g,* Gonadenanlage?; *f,* Fettgewebe.

Fig. 26 (215 : 1). Kugelförmige Riesenzelle im Fettgewebe des vorletzten Abdominalsegments einer erwachsenen *Lomechusa*-Larve. (Hämatoxylin Delafield-Eosin; Zeiß D, Projektionsoc. 2*.) Siehe Text S. 371. *f,* Fettgewebe; *m,* Muskelschnitt.

[1] Wegen der vorragenden Chitinränder der Fühlergrube ließ sich das Präparat nicht gut photographieren.

Fig. 27 (40 : 1). Bein der erwachsenen *Lomechusa*-Larve. (Canadabalsampräparat, Pikrokarminfärbung; Zeiß AA, Projektionsoc. 2*.) Siehe Text S. 370. *c*, Stück der Coxa; *f*, Femur; *t*, Tibia; *ta*, Tarsus mit der eingliedrigen Klaue.

Fig. 28—31. Entwicklungsstadien der Larve von *Atemeles truncicoloides*. (Leitz Mikros. 24, bzw. 42 und Projektionsoc. 2*.) Siehe Text S. 376 u. 332.

Fig. 28 (20 : 1). Stadium I—II (1,6 mm, Oberansicht).

Fig. 29 (12 : 1). Stadium III (2,3 mm, Seitenansicht).

Fig. 30 (12 : 1). Stadium IV, jung (3,5 mm).

Fig. 31 (7 : 1). Stadium IV, erwachsen (7,5 mm).

Inhaltsverzeichnis.

I. Teil. Kritische Bemerkungen zu der Arbeit Jordans.

Seite

1. Zur Einleitung. Übersicht der bisherigen Literatur über Anatomie und Histologie der Myrmekophilen und Termitophilen. Ergänzungen und Richtigstellungen 233
2. Zur Physogastrie bei Termitophilen und Myrmekophilen. (Hierzu Taf. IX.) 236
3. Zur Histologie von *Lomechusa* und *Atemeles*. Besprechung der vermeintlichen und der wirklichen Differenzen unsrer Anschauungen . . . 238
4. Zur »Biologie« von *Lomechusa* und *Atemeles*. Verbreitung. Beleckung. Defensivduft. Fütterung aus dem Munde der Ameisen und Brutpflege durch die Wirte. Wichtigkeit der letzteren Tatsachen für die Kenntnis der Symphilie 240
5. Zur Entwicklung der Symphilie. Kompliziertheit des Problems. Notwendigkeit sorgfältiger Literaturzitate. Die Amikalselektion und deren vorgebliche Gegenbeweise. Der »Symphilieinstinkt« in Dichtung und Wirklichkeit 244
6. Zur Fortpflanzung von *Lomechusa*. Zur Literatur über Kopulation und Eiablage bei Myrmekophilen. Eine vermeintliche Eiablage von *Lomechusa*. Die »Viviparität« der Symphilen. Verwechslung der Larven von *Lomechusa* und *Dinarda* 1913 252

II. Teil. Kritische Beiträge zur Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung von Lomechusa und Atemeles.

A. Aus der Statistik der Sanguineakolonien von Exaten.

[Hierzu die statistische Karte.]

Vorbemerkung 258

1. Überblick über die *Lomechusa*-Zucht in den *sanguinea*-Kolonien jenes Gebietes. 260
   1a. Allgemeine Ergebnisse 260
      Vier Gesetzmäßigkeiten 260
      Erstes Hauptergebnis: Die *Lomechusa*-Zucht vertritt in den *sanguinea*-Kolonien die Weibchenerziehung 261

Seite

Zweites Hauptergebnis: Je nach dem Grade der Infektion steigt die Neigung der Ameisen, die *Lomechusa*-Pflege an die Stelle der eigenen Brutpflege zu setzen 262
1b. Nähere Übersichtsresultate der Exatener Statistik bezüglich der *Lomechusa*-Zucht (a—e) 263
2. Infektionsversuche mit *Lomechusa* und Unterdrückungsversuche der *Lomechusa*-Zucht in freier Natur 266
2a. Künstliche Infektionsversuche in freier Natur 266
2b. Künstliche Unterdrückungsversuche der *Lomechusa*-Zucht und der Pseudogynenzucht in freier Natur 267
3. In freier Natur pseudogyn gewordene Kolonien und deren schließliches Aussterben 269
3a. Im Laufe der Statistik pseudogynenhaltig gewordene Kolonien 270
Wiederum pseudogynenfrei gewordene Kolonien. Bedeutung der macropseudogynen Übergangsformen 272
3b. Aussterben der Kolonien infolge der *Lomechusa*-Zucht und der Pseudogynenerziehung 272
Beispiele ausgestorbener Kolonien 273
Zersplitterung und Rekonzentrierung der infizierten Kolonien . 275
Schließliches Schicksal der infizierten *sanguinea*-Gebiete 277
3c. Gesamtbild des Einflusses der *Lomechusa*-Pflege auf die *sanguinea*-Kolonien 280
Schlußfolgerungen bezüglich der Amikalselektion 280
Vergleichspunkte zwischen *Lomechusa*, *Atemeles* und *Xenodusa* . 281
4. Die Frühlingszahlen von *Lomechusa* in den *sanguinea*-Kolonien in freier Natur. Paarungszeit und Paarungswanderung 282
Kritische Fragestellung bezüglich der Zahl der Pärchen in einer Kolonie 282
4a. Vorbemerkung über die »Paarungszeit« von *Lomechusa* 283
4b. Frühlingszahlen von *Lomechusa* in einem Neste 284
4c. Paarungswanderungen 286
4d. Allgemeine Bemerkungen zur Wanderung von *Lomechusa* . . . 288
Anhang. Über Paarungsversammlungen von *Atemeles* 290
5. Die Zahlen der *Lomechusa*-Larven in den *sanguinea*-Kolonien in freier Natur. Successive Larvenserien in einer Kolonie. (Hierzu Taf. X.) 291
Vorbemerkung 291
5a. Zahlen in pseudogynenhaltigen Kolonien 292
5b. Zahlen in pseudogynenfreien Kolonien 294
5c. Übersicht der Funde von 1898 295
6. Schlußfolgerungen aus den Larvenfunden. Zahl der Elternpärchen derselben 297
Umfaßt zehn Punkte, a—k.
Parallele mit *Atemeles* 301
7. Infektionswanderungen von *Lomechusa* 301
Parallele mit *Atemeles* 305
8. Sommerfunde frischentwickelter Lomechusen. Nur eine Generation in einem Jahre 305

Seite

8a. Sommerfunde frischentwickelter Individuen 305

8b. Nur eine Generation von *Lomechusa* in einem Jahre 307

Vergleich mit *Atemeles* und *Dinarda* 308

9. Herbstfunde und Überwinterungswanderungen von *Lomechusa* 310

9a. Herbstfunde auf der holländischen Heide 311

9b. Herbstfunde im Ösling und im Rheinischen Schiefergebirge . . 313

10. Höchste Herbstzahlen von *Lomechusa* im Winterquartier. Vorfrühlingsfunde. Rückblick 316

10a. Höchste Herbstzahlen im Winterquartier 316

10b. Vorfrühlingsfunde im Winterquartier 319

10c. Rückblick 321

B. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsstände von Lomechusa und Atemeles. Viviparität oder Ovoviviparität?

1. Untersuchungen der Ovarien von *Lomechusa* 322

2. Untersuchungen auf Eier von *Lomechusa strumosa* F. in den *sanguinea*-Nestern in freier Natur 323

3. Untersuchungen auf Eier von *Atemeles* in den Nestern in freier Natur 327

3a. Von *Atemeles emarginatus* Payk. bei *F. fusca* 327

3b. Von *At. paradoxus* Grav. bei *F. rufibarbis* 327

3c. Von *At. pubicollis* Bris. bei *F. rufa* 329

3d. Von *At. pubicollis* subsp. *truncicoloides* Wasm. bei *F. truncicola* 330

3e. Von *Atemeles pratensoides* Wasm. bei *F. pratensis* 332

Vermeintliche Eier dieses *Atemeles* in Versuchsnestern 335

4. Befunde über »Viviparität« oder »Ovoviviparität« von *Lomechusa strumosa* in künstlichen Nestern 338

4a. Beobachtungen über das plötzliche Erscheinen junger *Lomechusa*-Larven ohne vorherige Eier 338

1. Bei Exatener Zuchtversuchen 338

2. Bei Luxemburger Zuchtversuchen 345

4b. Beobachtungen über mutmaßliche Eier von *Lomechusa* in künstlichen Nestern. Vier Fälle. Keines jener Eier bestätigte sich als *Lomechusa*-Ei 348

5. Befunde über »Viviparität« oder »Ovoviviparität« von *Atemeles* in künstlichen Nestern 353

5a. Plötzliches Auftreten junger *Atemeles*-Larven 353

5b. Mutmaßliche Eier von *At. emarginatus* und *paradoxus* 355

5c. Auftreten junger *Atemeles*-Larven nach Fortnahme der alten *Atemeles* (*emarginatus*) 356

6. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen über Viviparität oder Ovoviviparität von *Lomechusa* und *Atemeles* . . 359

C. Übersicht über die Entwicklungsstände von Lomechusa und Atemeles.

1. Eier 362

2. Allgemeines über die Larvenstadien von *Lomechusa* und *Atemeles* 363

Seite
3. Larvenstadien von *Lomechusa strumosa* 364
Stadien I—IV 364
4. Nähere Bemerkungen über Stadium IV 366
4a. Äußere Morphologie der erwachsenen *Lomechusa*-Larve 366
Vergleichspunkte 369
4b. Zur Anatomie der erwachsenen *Lomechusa*-Larve 370
5. Larvenstadien von *Atemeles* 371
5a. Larve von *Atemeles paradoxus*, Stadium II 372
5b. Larvenstadien von *Atemeles paradoxus* 375
5c. Larvenstadien von *Atemeles truncicoloides* 376
6. Puppenstadien von *Lomechusa* und *Atemeles*; Puppengehäuse 377
6a. Puppenstadien von *Lomechusa strumosa*. Halbpuppe oder Vorpuppe. Echte Puppe 377
6b. Puppenstadien von *Atemeles*. Puppengehäuse 379
7. Entwicklungsdauer von *Lomechusa* und *Atemeles* 380
7a. Entwicklungsdauer von *Lomechusa strumosa* 381
7b. Entwicklungsdauer der kleineren *Atemeles*-Arten 382
7c. Entwicklungsdauer der größeren *Atemeles*-Arten 383
8. Rückblick auf die Entwicklung von *Lomechusa* und *Atemeles* 384
Schlußbemerkung 387
Nachtrag über *Atemeles pubicollis truncicoloides* 387
Literaturverzeichnis 391
Erklärung der statistischen Karte 396
Tafelerklärung 397
Inhaltsverzeichnis 399

Nachtrag zu *Atemeles truncicoloides*.

(Fortsetzung von S. 390.)

Am 29. VII. 1915 erschien abermals eine neue Serie jüngster *At.*-Larven im Lubbocknest, und zwar wiederum ohne vorherigen freien Eizustand, an den Larven der vorletzten Serie klebend. Pflege der Larven sehr eifrig; fortwährend von den ☿☿ klumpenweise im Maule gehalten und beleckt. Wachstum langsam: 6. VIII. sind die L. der vorletzten Serie (2 Wochen alt) 3,8—4 mm l., am Beginn des Stadium IV; die L. der letzten Serie (1 Woche alt) 2—2,3 mm, am Beginn des Stadium III (s. S. 376). Das *At.*-♀ lebt noch 6. VIII.

Von den am 14. VI. vorhandenen ☿-Larven kamen nur wenige zur Entwicklung; die übrigen sowie die Eierklumpen wurden von den *At.*-L. bis Ende Juni aufgefressen. 3. VII. waren 7 kleine ☿-Kokons da; 17.—19. VII. die ersten frischen ☿☿, sehr klein, aber keine Pseudogynen.

Ergebnis von 1915: Von Ende Mai bis Anfang August waren noch Elternpärchen unterirdisch im Neste lebend und die Paarung wiederholend. Den Wiederholungen der Paarung scheint (etwa 14 Tage später) eine neue Brutablage (Larvenserie) zu entsprechen. Die kontrollierten zwei letzten Serien erschienen sicher vivipar (s. S. 297—301 und 359—362).

Über die sogenannten Kiemenreste der Anuren.

Von

Dr. Eduard Michl.

Mit 1 Figur im Text und Tafel XI und XII.

In seinem Lehrbuch der vergleichenden Zootomie beschreibt im Jahre 1818 C. CARUS zum ersten Male bei *Rana esculenta* einen paarig auftretenden Körper auf der inneren Seite der Kehlblase und seitlich vom Zungenbein, den er die glandula thyroidea des Tieres nennt. 1826 sucht E. HUSCHKE durch Verfolgung der Metamorphose den Nachweis zu erbringen, daß die von CARUS gefundene Drüse ein Überbleibsel der anfangs frei aus dem Halse vorragenden Kiemen sei. J. SIMON schließt sich dieser Ansicht an; auch er hält das in Frage stehende Gebilde für die Schilddrüse. Der Ableitung des Organs von den Kiemen, wie sie HUSCHKE gegeben hat, hält er seine Beobachtung an dem perenni-branchiaten Amphibium *Menobranchus lateralis* Harl. (= *Necturus maculatus* Raf.) entgegen, in welchem trotz der Persistenz des Kiemenapparates die Schilddrüse nachgewiesen werden könne. Auch F. LEYDIG glaubt 1852 in dem von CARUS entdeckten Organ die glandula thyroidea vor sich zu haben. Er findet neben der Drüse noch einige kleinere Drüsen, die er als zur Schilddrüse gehörig betrachtet. Es waren dies offenbar die sogenannten Epithelkörper, die v. EBNER mit dem Namen »Beischilddrüsen« (glandulae parathyroideae) belegt hat. Es sei hier hervorgehoben, daß diese Bezeichnung nur auf die Lage und Morphologie dieser Drüsen Bezug hat und daß jene speziell bei Anuren keine genetischen, anatomischen oder physiologischen Merkmale mit der fälschlich sogenannten Schilddrüse gemein hat. 1853 glaubt A. ECKER in dem mysteriösen Körper die glandula thymus zu sehen. 1868 zweifelt schon E. FLEISCHL an der Richtigkeit der Auffassung dieses Organs als Schilddrüse. Er beobachtet auch schon in das Organ eintretende Blutgefäße und Nerven, welche sich bereits in der den

Körper umgebenden bindegewebigen Hülle verzweigen, wo die letzteren als doppelt konturierte Fasern sich verfolgen lassen. Die Farbe der »sogenannten Schilddrüse« sei rötlich; ihre Größe schwanke zwischen der eines Stecknadelkopfes und der eines Hanfkornes. FLEISCHL macht auch einige Angaben über die Blutbahnen in der Drüse und findet experimentell durch Injektion ein intercelluläres Gefäßsystem, welches im selben Jahre von C. TOLDT als Extravasat gedeutet wurde. C. TOLDT hat auch zuerst auf den lymphoiden Charakter des Organs hingewiesen und das fast ausnahmslose Auftreten desselben bei *Hyla arborea*, *Rana esculenta*, *R. temporaria* und *Bufo cinerascens* durch den Mangel von Lymphdrüsen erklärt, welche zum Unterschied von Anuren in der typischen Ausbildung allen andern Vertebraten zukommen. Trotzdem die wahre glandula thyroidea der caducibranchiaten Amphibien noch nicht gefunden worden war, hat C. TOLDT die Identifizierung der fraglichen Drüse mit der Schilddrüse zurückgewiesen, welch letztere erst im Jahre 1871 von W. MÜLLER entdeckt wurde. C. TOLDT vertrat nämlich noch die Anschauung, daß den Anuren die Schilddrüse überhaupt fehle. Die ersten genaueren Untersuchungen über die Schilddrüse von *Rana* stammen 1882 von E. C. BABER, denen zufolge die glandula thyroidea wie bei allen Vertebraten ein System von größeren oder kleineren Follikeln darstellt, die einen acinösen Bau aufweisen und ausnahmslos von einem mehr oder weniger einschichtigen, oft kubischen Epithel ausgekleidet werden. Der Inhalt dieser Follikel besteht nach BABER aus einer kolloidalen Flüssigkeit, die mitunter feinere Strukturen (granula) erkennen läßt. 1888 behandelt S. MAYER unter anderem die Nomenklatur des strittigen Körpers und schlägt für ihn die Bezeichnung »glandula pseudothyroidea« vor. Im Jahre 1888 erschienen auch die ersten genaueren Untersuchungen von F. MAURER über die *Pseudothyroidea* (S. MAYER). MAURER konnte nachweisen, daß dieses Organ im Larvenzustand noch nicht besteht, sondern erst gegen Ende der Metamorphose sich zu entwickeln beginnt, nachdem die Schilddrüse schon ausgebildet ist. Nach MAURER geht die Entwicklung der Pseudothyroidea von einem bestimmten Teil der allmählich obliterierenden Kiemenhöhle aus. Als Relikt des Respirationsapparates nennt der Autor den Körper »ventralen Kiemenrest«, nachdem die sogenannten dorsalen und medialen Kiemenreste nicht persistieren (*Rana*). — Trotzdem die Natur dieses Gebildes sowie nach den früheren Ausführungen die der wahren glandula thyroidea bei Anuren schon klargelegt schien, wurde noch immer in neuerer Zeit der ventrale Kiemenrest mit der Schilddrüse verwech-

selt. So kennt 1895 E. Bozzi noch nicht die Schilddrüse von *Rana*, für welche er den ventralen Kiemenrest hält, obwohl er zugesteht, daß seiner glandula thyroidea die dieser Drüse sonst zukommenden acinösen Follikel mit dem charakteristischen einschichtigen, aus kubischen Zellen gebauten Epithel und dem kolloidalen Inhalt fehlen. Dieses Mißverständnis erfuhr eine Berichtigung durch A. Kohn. Es ist möglich, daß Bozzi bei seiner Beschreibung sogar einen der früher erwähnten Epithelkörper vor sich hatte, für welchen Umstand namentlich die seiner Arbeit beigegebenen Zeichnungen stimmen würden. Anläßlich einer zusammenfassenden Darstellung über die glandulae thymus und thyroidea der Amphibien verfällt 1899 H. Bolau in den alten Irrtum. Auch er hält den ventralen Kiemenrest für die Schilddrüse, trotzdem er bei einigen Formen des Anurenkreises die Schilddrüse richtig erkennt. Bolaus Arbeit hat, soweit ich die Literatur überblicke, noch keine Berichtigung gefunden; ich will deshalb später im Zusammenhang darauf noch eingehender zurückkommen.

Bevor ich nun zu den Resultaten meiner Beobachtungen übergehe, möchte ich das Thema kurz disponiert wissen. An den embryologischen Befund werden sich die anatomisch-histologischen Betrachtungen anschließen, um mit einem Versuche der physiologischen Würdigung des Organes den Abschluß zu finden.

I. Die Histogenese des ventralen Kiemenrestes.

Wenn die Anurenlarven zu einer individuell und generell verschiedenen Körpergröße herangewachsen sind, tritt in den biologischen Eigenheiten der Tiere insofern eine Änderung ein, als an Stelle des dauernden Aufenthaltes im Wasser die Lebensweise auf dem Lande tritt. Die diesbezüglichen oberen und unteren Grenzwerte schwanken nach meinen während eines Sommers an *Rana temporaria* gemachten Beobachtungen zwischen 17 und 49 mm Körperlänge (Kieferrand-anus). Genaue Angaben über diese Längenverhältnisse haben für die vorliegenden Untersuchungen wenig Wert, da das Verlassen des Wassers durch verschiedene Umstände verzögert oder gefördert werden kann. Mit diesem Wechsel in der Lebensweise gehen tiefgreifende Veränderungen in der ganzen Organisation des Tieres vor sich, die in größtem Umfang den Atmungsapparat betreffen. In den ersten Vegetationsstadien vermitteln bei den caducibranchiaten Amphibien die sogenannten äußeren Kiemen die Atmung; diese Kiemen sind embryologisch auf die 2., 3., 4. und 5. Schlundspalte zurückzuführen. Die erste Ausstülpung des Archenterons erreicht zwar auch das Ecto-

derm, bricht aber nicht als Spalte durch, sondern zieht sich vom Ectoderm bald wieder zurück, um für die Entwicklung des Respirationsapparates funktionslos zu bleiben. Von diesem ersten Schlundtaschenpaar soll nach Angabe einiger Autoren die eine der beiden Thymusanlagen abgeschnürt werden, während die zweite Knospe der Glandula thymus von der zweiten Schlundspalte geliefert wird (vgl. Fig. 11, t_1?, t_2). Nach den Forschungen von Greil soll bei Anuren auch ein sechstes Paar von Schlundtaschen auftreten, das sich in seiner Entwicklung ähnlich wie das erste Schlundtaschenpaar verhält. Es wurde nachgewiesen, daß diese jüngst entdeckten Schlundspalten am Aufbau des sogenannten Corpus postbranchiale beteiligt sind (vgl. Fig. 11, *VI*?, *c.p*). In der bekannten verästelten Form treten die äußeren Kiemen aus der Körperwand, werden aber verhältnismäßig schon in frühem Alter zurückgebildet und von einer ectodermalen Hautduplicatur überdeckt (vgl. Fig. 1). Diese Überwachsung durch das »operculum« ist aber nur auf der rechten Körperhälfte des Tieres eine vollständige; auf der linken Seite oder seltener median bleibt bei allen Anurenlarven eine Öffnung während der Larvenperiode dauernd erhalten, die offenbar nur die Kommunikation der mithin begrenzten Kiemenhöhle mit dem umgebenden Medium vermitteln soll. Das operculum selbst stellt eine Falte dar, die ihren Ursprung von den beiden Hyoidbogen nimmt. Die von dieser Hautduplicatur überwachsenen äußeren Kiemen beginnen sich nun bald zurückzubilden und schrumpfen. Zugleich mit diesem Degenerationsprozeß setzt die Ausbildung und das Wachstum der sogenannten inneren Kiemen ein, die nach Ansicht einiger Autoren bald nur mehr der Filtration des Atemwassers und nicht der Respiration dienen, nachdem die Lungen bereits definitiv die physiologischen Funktionen eines respiratorischen Apparats übernommen haben, die als Divertikel des Vorderdarmes oft schon in der zweiten Woche der Vegetation an Larven von *Rana esculenta* nachgewiesen werden können[1]. Mit dem fortschreitenden Wachstum schwindet auch der embryonale Atemapparat der inneren Kiemen. Diese Rückbildung erfolgt oft unter dem Bild einer akuten Entzündung. Die Mundöffnung ist geschlossen und dient in der Zeit überhaupt nicht der Aufnahme von Nahrung. Indem sich das Operculum immer mehr dem ursprünglichen Körperepithel nähert, wird das Lumen der eigentlichen Kiemenhöhle immer

[1] Von den aberranten Verhältnissen bei neotenischen Anurenlarven wurde in dieser Darstellung abgesehen.

kleiner. Nun zeigt F. Maurer in dem obliterierenden Branchialraum die Bildung von »Kiemenresten«. Er unterscheidet je nach ihrer Lage dorsale, mediale und ventrale Kiemenreste. An die Stelle der allmählich gänzlich schwindenden Kiemen tritt eine Wucherung, welche durch lymphoide Zellen hervorgerufen wird und die das Epithel der Kiemenhöhle reich infiltriert. Es kommt dabei im vorderen Teil der Kiemenhöhle zur Bildung eines dorsoventral verlaufenden Körpers, der sich aber bald in drei lymphoide Knoten auflöst (vgl. Fig. 1). Nach Maurer nehmen am Aufbau der Kiemenreste die degenerierenden Kiemen besonderen Anteil. Ich kann diese Beobachtung nicht bestätigen; nach meinem Dafürhalten ist der Körper nicht von den inneren Kiemen abzuleiten, sondern vielmehr vom Epithel der Kiemenhöhle, welches mehrschichtig geworden ist und außerdem durch die Einwanderung lymphoider Wanderzellen infiltriert wird. Ich möchte es hier nicht unterlassen, auf die Schwierigkeit hinzuweisen, mit welcher die histogenetische Untersuchung des in Frage stehenden Gebildes verbunden ist, da bekanntlich schon die Beschaffung von kontinuierlichen Larvenstadien durch den Umstand erschwert wird, daß z. B. gleichzeitig abgelegte Eier sich ungleich rasch entwickeln; oft auch steht die bereits erlangte Körpergröße einer Anurenlarve in direktem Widerspruch zu der verhältnismäßig noch tiefstehenden — venia sit verbo — infantilen inneren Organisation, die von andern Stadien mit geringeren körperlichen Dimensionen schon überholt sein kann. In diesem Sinne konnte ich noch an keiner meiner Schnittserien die direkte Beteiligung der inneren Kiemen an der Entwicklung des Kiemenrestes beobachten. Sollte sich dieser Befund durch genaueste Vergleichung möglichst lückenloser Serien bestätigen, dann müßte auch die jetzige Bezeichnung fallen gelassen werden, weil sie anderes besagt, als sie deuten soll. Die Einwanderung von lymphoiden Zellen in das Kiemenhöhlenepithel wurde schon von Maurer beobachtet. Diese lymphoiden Zellen können als direkte Abkömmlinge der epithelialen Zellen aufgefaßt werden, die sich begrifflich vollkommen mit den Lymphocyten decken, die im Zusammenhang im zweiten Abschnitt besonders behandelt werden sollen. Ich stütze mich dabei auf analoge Beobachtungen von F. Bryce an der Larve von *Lepidosiren paradoxa* Fitzg., denen zufolge die lymphoiden Zellen durch eine Art Metamorphose aus Epithelzellen entstehen, hat doch schon Kölliker die Formelemente der Glandula thymus auf Epithelzellen zurückgeführt, wenngleich die Thymusdrüse mit ihren epitheloiden Zellen den Gedanken viel wahrscheinlicher erscheinen läßt, als

es bei den Kiemenresten der Fall ist. Damit wäre ein neuer Beweis für die entodermale Ableitung dieser Lymphocyten erbracht und der entodermale Charakter des Kiemenrestes sichergestellt, der übrigens schon aus der Histogenese vom entodermalen Epithel der Kiemenhöhle gefolgert werden kann. Ich möchte hier auch auf die Vermutung von Morgan und Marshall hinweisen, die beide der Ansicht sind, daß die weißen Blutkörperchen ebenfalls epithelialer Herkunft seien, und zwar soll bei ihrer Genese die Wand des Blutgefäßes beteiligt sein. Für die weißen Blutkörperchen gäbe es nach diesen Ausführungen die doppelte Ableitungsmöglichkeit aus dem inneren und dem mittleren Keimblatt. Die Transformationshypothese von Morgan und Marshall bedarf noch weiterer Untersuchungen, während die Umwandlung von entodermalen Epithelzellen zu lymphoiden Zellen wenigstens für Anuren feststeht, hat doch schon Ph. Stöhr die Umbildung und Rückbildung von weißen Blutkörperchen zu Epithelzellen nachgewiesen.

Die Kiemenreste gehen aus dem vorderen Abschnitte der obliterierenden Kiemenhöhle hervor und, je nachdem sie dorsal, medial oder ventral liegen, führen sie die entsprechenden Benennungen. Bei den ausgebildeten Anuren bleibt von diesen drei paarigen Knoten nur ein Paar erhalten, und zwar sind es entweder die medialen oder ventralen Kiemenreste. Die dorsalen verschwinden bald durch einen Involutionsprozeß, wenn sie überhaupt zur Entwicklung kommen. Speziell bei *Rana* bleibt nur der ventrale Kiemenrest erhalten, während dorsale und mediale Anlagen rasch verschwinden. Bei den Angehörigen der Gattungen *Hyla*, *Bufo* und *Bombinator* persistieren die medialen Kiemenreste. Die ventralen und medialen Kiemenreste erfahren, wenn sie nicht zur Rückbildung kommen, durch die Obliteration der Kiemenhöhle eine Art von Verlagerung; aus der mehr oder weniger ursprünglich peripheren Lage rücken sie der Hauptachse des Tieres immer näher. Speziell die ventralen Kiemenreste kommen endlich in einen Sinus lymphaticus (sternalis) in die Nähe der Glandula thyroidea zu liegen (vgl. Fig. 2, 3, 4). Fig. 2 zeigt den Kiemenrest abnorm früh entwickelt, in einem larvalen Stadium, in dem der Darmkanal noch spiralig aufgerollt ist. Die Versorgung des Organs mit blutleitenden Bahnen beginnt verhältnismäßig bald, wenn an der obliterierenden Kiemenhöhle noch Muskelfasern beobachtet werden, die sämtlich dem gleichfalls schwindenden Musculus basihyobranchialis angehören (Norris). Es ist nicht ausgeschlossen, daß sich bei exotischen Anurenformen auch die dorsalen Kiemenreste erhalten, während die

medialen und ventralen verkümmern; diesbezügliche Beobachtungen stehen mir nicht zur Verfügung. In seiner schon früher genannten Arbeit beschreibt nämlich Bolau unter der unrichtigen Bezeichnung »Glandula thyroidea« bei einigen fremdländischen Batrachiern lymphoide Körper, die ich als Kiemenreste deute. Ich glaube aber, daß es bei der genaueren Untersuchung dieser Gebilde möglich sein wird, sie von dorsalen Anlagen in der Kiemenhöhle abzuleiten. Mit dem ventralen Kiemenrest der untersuchten heimischen Formen differieren jene Bildungen in einigen Details.

Die dorsalen, medialen und ventralen Kiemenreste werden nach Maurer als Derivate der 3., 4. und 5. Schlundspalten aufgefaßt. Die gleiche Ableitung mit Beteiligung der 2. Schlundspalte gilt auch für die Epithelkörper, die aber nie Beziehungen zum Kiemenrest erkennen lassen. Sie werden viel früher gebildet, und zwar in der Zahl 1—3 jederseits angelegt (vgl. Fig. 11). Ihre epitheliale Natur behalten sie viel länger, als es beim Kiemenrest der Fall ist. Von allen Schlundspaltenderivaten wird der Kiemenrest entsprechend seiner Entwicklung am spätesten ausgebildet. Zuerst entwickelt sich in der Larve die glandula thyroidea, dann die Thymusdrüse, welcher die Epithelkörper folgen. Dem Kiemenrest nur um weniges voran geht die Entwicklung des sogenannten Corpus propericardiale, von welchem H. Norris den ventralen Kiemenrest direkt abzuleiten geneigt ist. Er findet nämlich speziell bei *R. fusca*, wo Maurer den Kiemenrest beschreibt, zwar auch einen lymphoiden Knoten, der hingegen bald verschwindet. An andrer Stelle tritt dafür ein gleichfalls lymphoider Körper auf, dessen Anlage der Autor auf das Corpus propericardiale zurückführt. Mangels von entsprechendem Material konnte ich diesen Befund nicht nachprüfen. Eine Deutung im Sinne Maurers wird aber nicht schwer, wenn man die Beobachtung macht, daß die Kiemenreste sicher auch in ihren Anlagen schon einer Involution fähig sind, wie ich sie für das Organ älterer Tiere nachgewiesen habe. Der junge Kiemenrest hat mit der larvalen Weiterentwicklung des ganzen Organismus nicht gleichen Schritt gehalten und sich erst später nach seiner früher erwähnten Verlagerung spontan in der Nachbarschaft des Corpus propericardiale weiterentwickelt.

Wenn im folgenden die morphologischen und histologischen Eigentümlichkeiten des Kiemenrestes dargestellt werden, so darf nicht vergessen werden, daß es sich dabei immer um ein paariges Organ handelt. Die recht spärlichen Beobachtungen über die medialen Bildungen bei den Gattungen *Hyla*, *Bufo* und *Bombinator* haben

analoge Verhältnisse mit den persistierenden Kiemenresten von *Rana* ergeben und sollen deshalb nicht besonders behandelt werden. Auf die einzige Differenz in der Embryogenese wurde schon früher hingewiesen.

II. Die Morphologie und Histologie des ventralen Kiemenrestes.

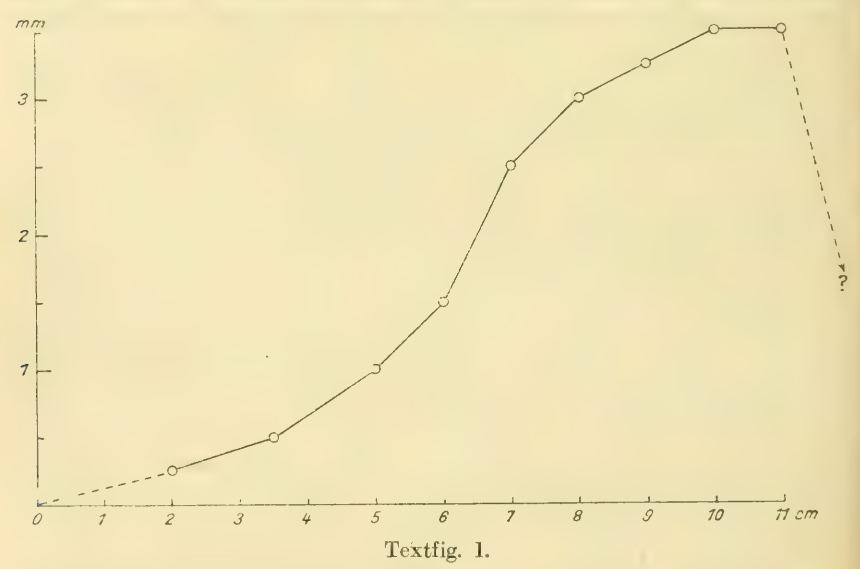
Für die Untersuchung des ventralen Kiemenrestes nach der Metamorphose wurden *Rana esculenta* L. und *R. temporaria*, letztere in ihren beiden Varietäten *R. fusca* Rösel (= *R. platyrhinus* Steenstr.) und *R. arvalis* Nillson (= *R. temp. oxyrhinus* Steenstr.) verwendet. Desgleichen wurden von den Gattungen *Bufo* und *Bombinator* die häufigsten heimischen Vertreter in den Kreis der Betrachtungen gezogen.

Die Lage des ventralen Kiemenrestes im metamorphosierten Tier ist eine sehr versteckte; die Schwierigkeit, das Organ ohne weiteres zu finden, wird es nicht überflüssig erscheinen lassen, analytisch den Weg zu zeigen, wie der Körper am besten herauspräpariert wird. Das durch Chloroform narkotisierte Tier wird in der Rückenlage fixiert. Ein vom Unterkieferrand bis zum Schultergürtel median geführter Schnitt trennt mit Eröffnung des Sacc. lymphaticus submaxillaris das Integument der Kehlblase und führt mit Durchtrennung des Septum pectorale in den abdominalen Lymphsack. Ein parallel geführter Schnitt teilt nun symmetrisch das Septum submaxillare, den Musculus submentalis sowie den Musc. submaxillaris in seiner Rhaphe. Die so getroffenen Haut-, Septum- und Muskelhälften werden nach außen geschlagen und zweckmäßig parallel mit dem Rande des Unterkiefers reseziert. Mit der Entfernung des Musc. submaxillaris wird die Pars cartilaginea des Episternums sichtbar. Ein weiterer Schnitt halbiert senkrecht auf ihre Ebene die Pars cartilaginea und über den Ansatzstellen der Musculi coraco-radiales die Pars ossea des Episternums und weiter unter möglichster Schonung der Hauptstämme des Blutgefäßsystems den ganzen Schultergürtel, dessen beide Hälften auseinandergezerrt und in dieser Lage festgehalten werden. Am besten erreicht man dies durch Rückwärtsbiegen der vorderen Extremitäten, die in dieser Lage leicht durch einen sie verbindenden Draht fixiert werden können. Nun liegt in der Längsachse des Tieres in der Kehlgegend der Musculus hypoglossus, beiderseits lateral von ihm die Musculi gonohyoidei, unter welchen die sternohyoidei vortreten, welche von ihrer Verbindung mit dem Os coracoideum losgelöst werden. Schlägt man eine so freigewordene Ansatzstelle des letztgenannten

Muskels gegen die Symmetrieebene des Tieres und den Musculus omohyoideus derselben Körperhälfte gegen die entsprechende Außenseite, wird der ventrale Kiemenrest in der Nische, welche durch die beiden Muskeln gebildet wird, sichtbar (vgl. Fig. 5). Bei dem Präparieren des Tieres handelt es sich im wesentlichen immer darum, unter Umgehung der größeren Gefäße den Musculus sternohyoideus zu finden, denselben vom Schultergürtel zu trennen und durch Schwenken seines freien Endes nach rechts, links oder aufwärts ihn aus seiner normalen Lage zu bringen, wodurch der ventrale Kiemenrest vortreten kann. Die Lage des Organs wird noch genauer durch die Vena jugularis externa bestimmt, deren ventralem Umfang es eng anliegt. Immer liegt der ventrale Kiemenrest in einer besonderen Nische, die dem Sinus lymphaticus sternalis angehört (vgl. Fig. 4). Aus diesen Verhältnissen ergibt sich nun die Tatsache, daß das Organ ohne weitere Präparierung nur zum geringeren Teil gesehen werden kann. Bezüglich der Lagebeziehung des Körpers zur Vena jugularis externa finde ich bei Ecker-Gaupp angegeben, daß er speziell dem medial-ventralen Umfang des Gefäßes anliegt. Ich habe aber auch in einigen Fällen die Anlagerung seitlich an das Gefäß beobachtet. Auch kann das Organ in Beziehungen zu den Epithelkörpern treten, indem es diese umwächst. Auch J. Nusbaum und J. Machowski haben eine derartige Beobachtung gemacht. Dieser Befund wurde aber nach meiner Überzeugung irrig gedeutet. Die beiden Autoren finden von den Epithelkörpern einen im Organ verborgen und suchen diesen histogenetisch vom ventralen Kiemenrest abzuleiten. Dieser Ansicht widersprechen schon die Verhältnisse in der Anurenlarve. Wie schon F. Maurer nachgewiesen hat und ich an meinen Serien ebenfalls beobachten konnte, entwickeln sich die Epithelkörper schon in verhältnismäßig frühen larvalen Perioden, lange bevor der ventrale Kiemenrest, bzw. die Kiemenreste überhaupt die Entwicklung begonnen haben. Mit ihren charakteristischen Elementen lassen sich die Epithelkörper schon an Schnitten demonstrieren, welche noch die inneren Kiemen der Larve in voller Funktion zeigen. Die Unwahrscheinlichkeit der obigen Ansicht wird durch die phylogenetische Betrachtung noch erhöht: wenn nämlich die Epithelkörper vom ventralen Kiemenrest histologisch abzuleiten sind, wäre es nicht ohne weiteres denkbar, daß auch bei Vertebraten, die in ihrer Embryogenese weder Kiemen noch Kiemenreste zur Entwicklung bringen, Epithelkörper gefunden würden. Der Möglichkeit, die Epithelkörper dann vielleicht als Rudimente zu deuten, widerspräche wohl die große physiologische Bedeutung, welche diese

Organe in der Form der Glandulae parathyroideae speziell bei Affe und Mensch besitzen, ohne deren Berücksichtigung eine erfolgreiche Strumaexstirpation nicht denkbar wäre.

In drei Fällen konnte ich den ventralen Kiemenrest nicht finden. Es handelte sich um selten große Exemplare von *Rana esculenta*. Die Tiere waren sämtlich sehr abgemagert und ließen schon bei der Sektion deutlich die Atrophie des Muskelsystems und Genitalapparates erkennen, ein Umstand, der umso leichter erklärlich war, als die Tiere den Herbst und Winter in einer feuchten Grube ohne Nahrung überdauert hatten. Erst die genauere Untersuchung der betreffenden



Textfig. 1.

Die Wachstumskurve des Kiemenrestes für *Rana esculenta* L. Die Abscisse gibt in cm die Körperlänge des Tieres, die Ordinate in mm die Länge des Organes im größten Durchmesser. Die durchbrochenen Stellen in der Kurve deuten auf die Evolution, bzw. auf die noch nicht allgemein festgestellte Involution.

Organkomplexe unter der binoculären Lupe zeigte den ventralen Kiemenrest abnorm klein ausgebildet oder besser rückgebildet, wodurch er leicht der Beobachtung mit freiem Auge entgehen konnte. Die Länge des Organs betrug kaum einen halben Millimeter. Auch F. Maurer bestimmte einmal den größten Durchmesser des Kiemenrestes bei *R. esculenta* von 8 cm Körperlänge mit nur 0,6 mm. C. Toldt hat bei seinen Untersuchungen über Blutgefäßdrüsen das Organ manchmal überhaupt nicht finden können. Verfolgt man das Längenwachstum des ventralen Kiemenrestes an einer größeren Zahl von Individuen einer bestimmten Anurenspecies, so ergeben sich gewisse Mittel-

weite, die einer ganz bestimmten Körperlänge des Tieres beigeordnet werden können. (Vgl. die Kurve in Textfig. 1.)

Das Organ zeigt ein überraschendes Wachstum bei Tieren von 4—6 cm Länge[1]. Der Zuwachs wird später immer geringer, und in vereinzelt beobachteten Fällen fanden sich sogar die Anfänge eines Involutionsprozesses, wie er für die Glandula thymus der Anuren schon von mehreren Autoren nachgewiesen wurde. An einem großen Exemplare von *Rana fusca* var. *platyrrhinus* Steenstr. wurde der ventrale Kiemenrest gleichfalls gering ausgebildet vorgefunden: die Oberfläche des Organs wies tiefe Furchenbildungen auf, und der Schnitt ließ stellenweise den Zerfall von zelligen Elementen erkennen, die zum Teil auch schon die Tinktionsfähigkeit eingebüßt hatten und stellenweise zu Detritus geworden waren. In einer Schilderung der Histogenese des ventralen Kiemenrestes von H. Norris kann bei *Rana fusca* ein Fall so gedeutet werden, daß er für die Möglichkeit der vollständigen Involution abnorm früh am Ende der Larvenperiode spricht. Freilich tritt an andrer Stelle ein lymphoider Knoten auf, der dem geschwundenen Kiemenrest von H. Norris als Homologon an die Seite gestellt wird. Diesen nun persistierenden Körper leitet der Autor vom Corpus postbranchiale ab.

Die Farbe des ventralen Kiemenrestes ist fast dieselbe wie die der benachbarten Muskeln, rötlich fleischfarben. Bei chloroformierten Tieren treten wegen der Übersättigung der Gefäße mit Kohlensäure die Blutbahnen oft recht auffallend vor, wodurch die Färbung des Organs viel dunkler erscheint und sich von Muskeln deutlicher abhebt. Das Organ von frischgetöteten und sezierten Tieren weist eine überraschende Konsistenz auf, die in den dichten zelligen Strukturen, die den Körper zusammensetzen, ihren Grund findet.

Die Form des ventralen Kiemenrestes ist die eines unregelmäßigen kugeligen oder elliptischen Gebildes. Namentlich bei Winterfröschen nimmt das Organ oft recht bizarre Formen an, von denen einige in Fig. 5 dargestellt sind. Bei alten Tieren wird der Körper nicht zu selten mehr oder weniger spindelförmig angetroffen. Häufig treten Lappen- oder Höckerbildungen auf. Die auffallende Inkonstanz der Formenverhältnisse bei Winterfröschen ist wohl in Kollabierungen zu suchen, die mit der Herabsetzung der Lebensäußerungen und damit der physiologischen Funktion in engem Zusammenhang stehen. Immer scheint jedoch die Form in einer Richtung etwas plattgedrückt, so

---

[1] Unterkieferrand — Steißbein, an der Ventralseite gemessen.

daß die Bestimmung des größten Längendurchmessers nicht schwer wird. In einigen seltenen Fällen wurde das Organ in zwei Knoten (vgl. Fig. 6a) aufgelöst vorgefunden, die durch einen Strang fibrösen Gewebes verbunden waren. Es ist nicht leicht, bei diesem Befund die Entscheidung darüber zu treffen, ob der Körper von einer Anlage stammt und sich später in die beiden Teile getrennt hat oder ob einer der beiden Knoten mit einem medialen oder dorsalen Kiemenrest identifiziert werden kann. Die beiden Teilstücke standen in bezug auf das Blutgefäßsystem durch Vermittlung einer Gewebsbrücke in Verbindung. Was nun die arterielle und venöse Versorgung anbelangt, so wurde schon eingangs erwähnt, daß zuerst E. Fleischl die Verhältnisse untersuchte. Er verwendete dabei als Injektionsmasse in Leim lösliches Berlinerblau und brachte die Flüssigkeit durch die Vena cava inferior in das Herz, von wo die Masse durch die noch wirkende Kraft der Systole und Diastole weitergetrieben wurde. Im Schnitt zeigte dann der ventrale Kiemenrest (die Glandula thyroidea Fleischls!) ein großmaschiges Netz, dessen Gefäße zum größten Teil miteinander in Zusammenhang standen. Außerdem beobachtete E. Fleischl ein Netz von Capillaren und sehr feinen Anastomosen; von den letzteren behauptet er selbst, daß sie unmöglich wegen ihres geringen Lumens der Passage von Blutzellen dienen können. Eine Injektion direkt in die Aorta durch den Druck der Spritze ließ einen wesentlich andern Befund erkennen. Außer von größeren Bahnen wurde das Organ von miteinander kommunizierenden, feinen Capillaren durchzogen, die jede einzelne Zelle umschlossen. Diese feinen Bahnen entsprechen nach E. Fleischl präexistenten Blutbahnen, die er nun auch für den ventralen Kiemenrest nachgewiesen zu haben glaubte, nachdem sie für Lymphdrüsen und Darmzotten bei höheren Mammalien von Basch und Kowalewsky gefunden worden waren. Die Möglichkeit eines künstlich hervorgerufenen Extravasates schließt E. Fleischl aus, weil erstens bei einer Reihe von Versuchen die regelmäßige Wiederholung des Extravasates nicht denkbar ist, weil zweitens die Lumina jener interstitiellen Bahnen immer die gleichen bleiben und weil das Extravasat dann auch in den andern Kehlkopfdrüsen beim Frosch auftreten müßte. C. Toldt erklärte die Befunde von E. Fleischl als Extravasate, dessen regelmäßiges Auftreten durch Anwendung eines zu starken Druckes bei der Injektion bei dem ohnehin labilen zelligen Aufbau des ventralen Kiemenrestes erklärbar werde. Die Flüssigkeit brauche nur an einer Stelle durch die Wand des Gefäßes zu filtrieren oder diese gar zu zerreißen, wodurch dann

in weiterer Folge die zelligen Elemente des Organs auseinandergedrängt werden.

Bei meinen Injektionsversuchen wurde secundum TANDLER vorgegangen: die Masse bestand aus in Wasser und Gelatine löslichem Berlinerblau. Die auf 25° C erwärmte Flüssigkeit wird durch den Sinus venosus oder eine Arterie injiziert, nachdem das narkotisierte Tier möglichst viel Blut durch Eröffnung des genannten Sinus verloren hatte. Durch Anwendung eines möglichst gleichbleibenden Druckes wird die Injektionsmasse eingeführt. Für einen erwachsenen Frosch von 6—8 cm Körperlänge genügen 20—25 cm³ der Flüssigkeit. Die Masse läßt man am besten durch Einlegen des Kadavers in kaltes Wasser erstarren. Als vorzügliches Fixationsmittel für so behandelte Organe dient eine 10% Formaldehydlösung in Wasser. Für die eventuelle Weiterbehandlung ist das Zelloidinverfahren dem Paraffin entschieden vorzuziehen, weil beim Schneiden von Paraffinpräparaten nur zu leicht die Injektionsmasse herausgerissen wird. Der ventrale Kiemenrest zeigt ein geschlossenes Gefäßsystem, das zwar mannigfachen Variationen unterworfen ist, sich aber immer auf ein Schema zurückführen läßt (vgl. Fig. 9). Die arterielle Versorgung geht von der Arteria carotis externa aus, die einen besonderen Zweig, den Ramus musculo-glandularis, in das Organ entsendet. An einem besonderen Hilus der fibrösen Hülle, die den ventralen Kiemenrest zum Teil umgibt, tritt oft das Gefäß ein, um bald nach dem Eintritt in mehrere Äste zerlegt zu werden. Diese Arterie wird manchmal ein kurzes Stück von einem röhrenförmigen Fortsatze der fibrösen Kapsel in das Innere begleitet, um sich rasch in mehrere feinere Verästelungen zu teilen und in ein Capillarsystem überzugehen, aus welchem die venösen Ausfuhrbahnen hervorgehen. Charakteristisch für die venösen Gefäße ist das rasche Zusammentreffen in der Hauptvene, die eine verhältnismäßig lange Strecke im ventralen Kiemenrest zurücklegen muß, bevor sie ihn verläßt und direkt in die Vena jugularis externa mündet. Oft mündet die abführende Bahn auch in die Vena pharyngea, die dann ihrerseits das Blut in die Vena jugularis weiterführt. Es wurde auch beobachtet, daß Gefäße, die sonst mit dem Organ in keiner Beziehung stehen, das Organ durchsetzen und sich sogar im Innern zerteilen. Dasselbe trifft auch für die fibröse Hülle zu. Es ist ferner der Umstand bemerkenswert, daß das Lumen der zuführenden Bahn manchmal das der venösen bedeutend übertrifft. So liegen die Verhältnisse in der Regel beim völlig ausgewachsenen Individuum (vgl. Fig. 9 und 10). Für die Blutversor-

gung im ventralen Kiemenrest kann für Tiere, welche noch in der Metamorphose stehen oder dieselbe erst kurze Zeit überdauert haben, keine bestimmte Norm angegeben werden, weil die betreffenden Organsysteme zu der Zeit noch nicht vollständig ausgebildet sind und mannigfachen Veränderungen unterworfen scheinen. Während man im Schnitt schon die Anlagen der Kiemenreste erkennt, stellt das Blutgefäßsystem in der Nachbargegend ein einfach vaskularisiertes Netz vor, in welchem bloß die arteriellen und venösen Hauptbahnen ausgebildet sind. An dem genannten Netzwerk liegen neben den deutlichen Blutbahnen auch sinusartige Bildungen und lymphatische Rezesse, die sich später zum Sinus lymphaticus sternalis zusammenschließen. Lymphbahnen und Blutbahnen sind während und vor der Metamorphose schwer voneinander zu trennen. Selbst die großen Blutgefäße verwirren oft das Bild, wenn z. B. in einer Ebene Vena jugularis externa, Vena pharyngea und Vena mandibularis externa miteinander in Kommunikation stehen und so im Schnitt das Bild eines großen Sinus venosus vortäuschen. — Es ist interessant, daß eine gewisse Variabilität in der Blutversorgung auch das sogenannte Corpus postbranchiale aufweist, das nach Norris sogar in gewisse genetische Beziehungen zum Kiemenrest treten kann.

Toldt findet im ventralen Kiemenrest eigentümliche, gefäßartige Räume, die im Querschnitt von dicht gelagerten Zellen begrenzt erscheinen. Die Lumina dieser Gefäße seien von einer feingranulierten Masse erfüllt, die der Autor in einer eiweißhaltigen Flüssigkeit gebettet vermutet. Außerdem liegen im Lumen zerstreute Zellen. Durch die eigenen Untersuchungen wurde dieser Befund nicht bestätigt. Es finden sich allerdings im Organ oft weitausgebildete Hohlsysteme, die aber in ihrem Lumen nie mit einer körnigen Masse erfüllt gefunden wurden. Diese Hohlräume sind oft nur Verzweigungen von Spalten und tiefen Rissen, die der Kiemenrest an seiner Oberfläche erkennen läßt. Diese Hohlräume können auch von dem fetthaltigen Bindegewebe, das ja bei älteren Tieren oft in seiner massigen Ausbildung den Kiemenrest ganz oder teilweise bedeckt, erfüllt sein. Jedenfalls sind die Hohlräume primärer Natur und werden erst später durch das wuchernde Bindegewebe (vgl. Fig. 7) erfüllt. Es treten im ventralen Kiemenrest manchmal bei Sommerfröschen auch solitäre Follikel auf, die Lymphe führen. Diese von einem flachen Endothel ausgekleideten Hohlräume stehen aber, wie die Musterung vorangehender und folgender Schnitte zeigt, in keinerlei Verbindung. Oft beobachtet man den Übertritt lymphoider Elemente aus dem Organ in diese

Follikel. Eine färbbare und durch Granulationen gekennzeichnete Ausscheidung, wie man sie etwa in der Glandula thyroidea findet, konnte nicht beobachtet werden.

Die nervöse Versorgung des ventralen Kiemenrestes geht vom Nervus hypoglossus aus (vgl. Fig. 4, *N.hp.*), der einen Seitenast in das Organ entsendet, oder seltener es durchsetzt. In den meisten der beobachteten Fälle durchzieht der Nerv nur die fibröse Hülle. Eine Verzweigung des Nerven im Organ wurde nie beobachtet, wie denn überhaupt derselbe in keine engeren Beziehungen zum ventralen Kiemenrest zu treten scheint. Auch scheinen vollständig engere Beziehungen zwischen dem Organ und den Muskeln, die es einschließen, gänzlich zu fehlen und wären für den einzig physiologischen Zweck, dem der Kiemenrest dient, auch illusorisch.

Es soll an dieser Stelle auch eine Berichtigung der Arbeit von H. Bolau eingeschaltet werden, der, wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, den ventralen Kiemenrest für die Glandula thyroidea der Anuren gehalten hatte, obwohl er in einigen Fällen die Schilddrüse erkennt und richtig beschreibt. Auch die Epithelkörper, die dem Organ oft mehr oder weniger anliegen, hält der Autor offenbar für kleine Schilddrüsen und kommt so zu der Ansicht, daß bei gewissen Anuren die Schilddrüse aus einer großen und oft mehreren (einer bis vier) kleineren lymphoiden Drüsen besteht, während bei andern Batrachiern die Schilddrüse den normalen Bau (Kolloidführende, acinöse Follikel, von einem einfachen kubischen Epithel ausgekleidet) aufweist. Eine kritische Durchsicht der tabellarischen Darstellung von H. Bolau hat nun gezeigt, daß die morphologischen und histologischen Angaben des Autors über die Glandula thyroidea nur für die nachstehend angeführten Anuren richtig angegeben wurden, während die andern Daten den ventralen Kiemenrest oder Kiemenreste im allgemeinen betreffen, sofern es sich nicht um die Epithelkörper handelt.

Rappia marmorata Rapp. (Trop. Afrika).
Paludicola fuscomaculata Steind. (Trop. Amerika).
Cryptotis brevis Gthr. (Australien).
Hyla nasica Copl (Trop. Amerika).
Pelobates fuscus Laur. (Mittel-, Osteuropa).
Xenopus muelleri Ptrs. (Ostafrika).

Für die Untersuchung der histologischen Details im Kiemenrest werden Paraffin- und Celloidinmethode mit gleich gutem Erfolg ver-

wendet. Für das injizierte Organ bietet das letztere Verfahren insofern einen nicht zu unterschätzenden Vorteil, da die Injektionsmasse nicht so leicht beim Schneiden herausgerissen wird. Für die Fixation verwendet man die in der Fachliteratur für lymphoide Organe angegebenen Flüssigkeiten bei trefflicher Erhaltung der Zellstrukturen. Der Kiemenrest wird dort, wo er frei in den Sinus lymphaticus sternalis blickt, von einem flachen cölomatischen Epithel bekleidet, während die in dem schon früher beschriebenen Muskelwinkel verborgene Hälfte in eine bindegewebige Hülle übergeht, die fetthaltig sein kann. Der Körper selbst besteht aus reticulärem (= lymphadenoidem His, cytogenem Kölliker) Bindegewebe. Das erstgenannte manchmal fetthaltige Gewebe kann in mannigfacher Ausbildung sich weiterentwickeln und umgibt dann oft in einigen frei in den Sinus vorragenden Strängen den Körper (vgl. Fig. 6b). Die Lagebeziehungen sind in Fig. 7 und 8 dargestellt. In den Maschen des reticulären Gewebes sind die zelligen Formelemente in den Formen der weißen Blutkörperchen gelagert. Das Grundgewebe kann nur an sehr dünnen oder künstlich geschrumpften Präparaten nachgewiesen werden, weil andernfalls die dichte Lagerung der freien Elemente die feinere Natur der Grundsubstanz verdeckt. Oft zeigen die mit dem Auspinselungsverfahren behandelten Schnitte recht gut die Maschen des reticulären Gewebes. An der Oberfläche des Kiemenrestes sowie am fetthaltigen Bindegewebe werden oft Chromatophoren gefunden, die aber nie regellos gelagert sind, sondern vielmehr in Strängen das Gewebe überziehen. Die Menge und Verteilung dieser Melanophoren ist recht verschieden. Meist wird das körnige Pigment der Farbzellen in der typisch sternförmigen Gestalt, selten in der Phase der Konzentration gefunden. W. Biedermann hat bekanntlich an den Chromatophoren den Mangel der Eigenbewegung konstatiert und die verschiedenen Zellzustände auf Pigmentexpansion in präformierten plasmatischen Ausläufern des Zelleibes und auf Konzentration zurückgeführt.

Den wichtigsten histologischen Bestandteil bilden im Kiemenrest neben der reticulären Grundsubstanz die Lymphocyten und Leucocyten, die im Organ durch mitotische und amitotische Teilungsprozesse sich vermehren, in welchem Umstand auch die große physiologische Bedeutung des lymphoiden Körpers gelegen ist. Die weißen Blutkörperchen sind entweder regellos und dicht gelagert oder lassen an manchen Stellen die Anordnung in Stränge erkennen. Es finden sich häufig bei Winterfröschen im Kiemenrest Stellen, wo die Lympho- und Leucocyten dicht zusammenliegen und ihre Tinktionsfähigkeit

ganz oder teilweisse eingebüßt haben. Phagocytosen beobachtet man in den lymphatischen Follikeln, desgleichen die Diapedese. Aktive Bewegung der lebenden Blutzellen zeigen ausgepinselte Zupfpräparate ohne weiteres bei Behandlung mit einer 1%igen Natriumchloridlösung. Unter Umständen gelingt dann auch die Vitalfärbung mit Hämatoxylinlösungen. Als letztes Formelement treten im Kiemenrest noch die eosino- oder acidophilen Zellen auf. Sie kommen zerstreut im ganzen Organ vor, besonders häufig in der Nähe von Gefäßen und in der bindegewebigen Hülle. Bei Sommerfröschen findet man die eosinophilen Blutzellen viel häufiger als bei Winterfröschen. Auch in den lymphatischen Hohlräumen werden sie vorgefunden.

III. Die Physiologie des Kiemenrestes.

Die erste physiologische Deutung des ventralen Kiemenrestes gibt E. HUSCHKE. Er wendet sich gegen die Ansicht von SWAMMERDAM, derzufolge die Kiemen bei den caducibranchiaten Amphibien gänzlich rückgebildet werden. E. HUSCHKE faßt den bei Bufoninen, *Rana fusca* und *esculenta* in der Halsregion vorgefundenen rötlichen Körper, den C. G. CARUS mit Recht (!) als Glandula thyroidea des Tieres bezeichnet habe, als Überbleibsel der Kiemen auf. Das Organ bestünde aus den verschmolzenen, drüsig gewordenen Kiemenfasern, deren »Leben nach der Metamorphose nicht mehr ingestiv wirke, sondern vielmehr nur durch Turgeszenz und Zusammenfalten des Parenchyms die größere oder geringere Vegetationskraft beweise. Das Organ könne selbst respirieren und in sich Hydrogen und Carbon absetzen«. Nach E. HUSCHKE hat also die Glandula thyroidea (!) die Respirationsfähigkeit übernommen. Diese Auffassung wurde durch C. TOLDT korrigiert. Er hat zuerst auf die Möglichkeit der Lymphzellenbildung hingewiesen. Auch S. MAYER und in neuerer Zeit F. D. THOMPSON haben sich dieser Ansicht angeschlossen. Die eigenen Versuche bezweckten zunächst, durch Exstirpation des Organs seine Bedeutung im Organismus zu erkennen. Der operative Eingriff führte meist schon nach wenigen Tagen zum Exitus des Tieres. Der Grund hierfür liegt in dem Umstand, daß immer ein größeres Gefäß in Mitleidenschaft gezogen wurde; die unmittelbare Todesursache ist in den Trombosen zu suchen, die trotz aller Vorsichtsmaßregeln im pericardialen Raum auftraten. Nachdem das Experiment keinen Aufschluß gab, wird die Lösung der Frage nur durch den histologischen Befund gegeben. Vor allem fallen im Organ die häufig auftretenden Teilungsprozesse von weißen Blutkörperchen auf. Bei Sommer- und Winter-

tieren sind diesbezüglich die Verhältnisse nicht gleich. An den letzteren beobachtet man viel weniger oft das Auftreten der sich teilenden Blutzellen, was seinen Grund in den herabgesetzten Lebensäußerungen findet. Auch treten bei solchen Tieren Kollabierungen des Organs ein, die dann in Form von Spalten den Körper durchziehen. In diese Spalten wuchert oft das fetthaltige Bindegewebe. Die am Kiemenrest oft zu beobachtenden Höckerbildungen erklären sich durch die Volumsvergrößerung, die der Körper durch den im folgenden Frühjahr und Sommer eintretenden Zuwachs an lymphoiden Elementen erfährt. Dabei paßt sich das Organ den Begrenzungsflächen, die durch den Muskelwinkel gegeben sind, an, und daraus erklärt sich auch die Unregelmäßigkeit seiner äußeren Formen. Mit der Neubildung der weißen Blutkörperchen beginnt auch deren Wanderung in das Lymphsystem, indem zuerst die lymphatischen Hohlräume passiert werden, um durch Vermittlung der bindegewebigen Hülle in den Sinus lymphaticus sternalis zu gelangen. Auch der Eintritt von diesen Blutzellen in die größeren Gefäße, die das Organ durchsetzen, wurde beobachtet. Nie beobachtet man hingegen den Austritt der weißen Blutkörperchen dort, wo der Kiemenrest frei in den Sinus lymphaticus ragt, direkt aus der reticulären Grundsubstanz durch das flache Epithel in den Lymphraum. Phagocyten scheinen auch im Gewebe des Kiemenrestes vorzukommen und speziell Erythrocyten zu betreffen, die in den Gefäßen von geringem Lumen manchmal degenerieren. Es sei hier auch der Vermutung von S. Mayer gedacht, der den Kiemenrest mit der Neubildung von Erythrocyten in Verbindung bringt. Ich selbst habe an Schnittpräparaten nie Erythrocyten angetroffen, deren Formzustände die obige Vermutung bestätigt hätten.

Mit der physiologischen Deutung des Kiemenrestes als einer Brutstätte von weißen Blutkörperchen wird auch der Mangel an sogenannten hämolymphen Drüsen erklärlich, die bei Anuren noch nicht gefunden wurden und die bei vielen Vertebraten schon nachgewiesen wurden. Auch die sonst demselben Zweck dienenden Lymphdrüsen, die allgemein den Wirbeltieren zukommen, fehlen den Anuren.

Ich habe in einem früheren Abschnitt gezeigt, daß wenigstens bei alten Tieren der Kiemenrest einer partiellen Involution fähig ist. Mit dem Schwinden eines Organs, das mit der Proliferation von weißen Blutzellen in innigem Zusammenhang steht, geht Hand in Hand ein Mißverhältnis zwischen roten und weißen Blutkörperchen im ganzen Organismus. In den großen Hauptstämmen des Gefäßsystems findet man bei kräftigen Exemplaren von *Rana esculenta* bei 8 cm Körper-

länge dieses Verhältnis wie 1000 : 3. In den früher geschilderten Fällen, wo der Kiemenrest teilweise offenbar rückgebildet war, bestand dieses Verhältnis nicht mehr. Die Zahl der Erythrocyten war annähernd gleich geblieben, die der weißen Blutzellen hatte sichtlich abgenommen. Die geringe Zahl von Vergleichsmaterial gestattet noch nicht, dieses Verhältnis in Zahlen auszudrücken. Es ist aber danach leicht denkbar, daß die Anuren, sofern sie einem natürlichen Tod zum Opfer fallen, an diesem Mangel an weißen Blutkörperchen zugrunde gehen.

Ich möchte hier nicht unerwähnt lassen, daß ich einen embryonalen Zuwachs, die Größe der zelligen Elemente des Kiemenrestes betreffend, nicht beobachten konnte.

Um die vorliegenden Untersuchungen mit einigem Nutzen für den aus der Hand zu geben, der mit den Schlundspaltenderivaten der Anuren eingehender sich zu befassen gedenkt, habe ich nicht unterlassen, das Schema dieser Bildungen nach Maurer, etwas verändert, anzuschließen und will mit der Angabe der Literatur, soweit sie zu verfolgen die mir zu Gebote stehenden Mittel ermöglichten, schließen.

Wien, im Juni 1914.

Literatur.

1. Baber, E. C., Researches on the minute structure of the thyroid gland. Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London. For the year 1881. Vol. 172.
2. Beard, J., The development and probable function of the thymus. Anat. Anz. Bd. IX. 1894.
   — The true function of the thymus. Lancet. Bd. XXI. Jena 1899.
   — The origin and histogenesis of the thymus in Raja batis. Zoolog. Jahrb. (Abt. f. Anat.). Bd. XVII. 1902.
3. Bolau, H., Glandula thyroidea und Glandula thymus der Amphibien. Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat.). Bd. XII. 1899.
4. Bozzi, E., Untersuchungen über die Schilddrüse. Zieglers Beiträge zur path. Anat. und allgem. Pathologie. Bd. XVIII. 1895.
5. Bryce, F., The histology of the blood of the larva of Lepidosiren paradoxa. Part. II. Hämatogenesis. Trans. of the Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. LXI. 1895.
6. Carus. C. G., Lehrbuch der vergl. Zootomie. Leipzig 1818.
7. Ebner, V. v., in Köllikers Handbuch der menschlichen Gewebelehre. Bd. III. Leipzig 1899.
8. Ecker, A., Wagners Handbuch der Physiologie. Bd. IV. Leipzig 1853.
9. Fleischl, E., Über die sogenannte Schilddrüse des Frosches. Sitz.-Ber. Akad. Wien. Bd. LVII. Abt. I. 1868.

10. Goette, A., Die Entwicklung von Bombinator igneus. Leipzig 1875.
11. Greil, O., Über die sechsten Schlundtaschen der Amphibien und deren Beziehung zu den supracardialen (postbranchialen) Körpern. Anat. Anz. Ergänzungsheft zu Bd. XXV. Verh. anat. Ges. Jena 1904.
12. Hertwig, O., Handbuch der vergl. u. experim. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1906.
13. His, W., Untersuchungen über den Bau der Lymphdrüsen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI.
14. Huschke, E., Über die Umbildung des Darmkanals und der Kiemenhöhle bei Froschquappen. Isis v. Oken. Bd. I. 1826.
15. Jhering, L., Zur Lehre von den Blutzellen. Sitz.-Ber. Akad. Wien. Bd. LVII. 1868.
16. Kohn, A., Berichtigung die Schilddrüse des Frosches betreffend. Anat. Anz. Bd. XI. 1895.
17. Leydig, F., Über die Thyroidea und Thymus einiger Batrachier. Frorieps Tagesberichte über d. Fortschr. i. d. Natur- u. Heilkunde. Bd. II. 1852.
18. Mayer, S., Die Lehre von der Schilddrüse und Thymus bei Amphibien. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
19. Maurer, F., Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888.
20. Morgan, Th. H., The development of the frog's egg. New York 1895.
21. Müller, W., Über die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. XVIII. 1871.
22. Norris, H. N., The origin of the so called »ventraler Kiemenrest« and of the corpus propericardiale of the frog. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.
23. Nussbaum, J. u. Machowski, J., Die Bildung der konzentrischen Körperchen und der phagozytotischen Vorgänge bei der Involution der Amphibienthymus nebst einigen Anmerkungen über Kiemenrest und Epithelkörper. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.
24. Schulze, F. E., Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. Abh. Akad. Berlin 1888. 1892.
25. Simon, J., On the comparative anatomy of the thyroid gland. Phil. Trans. London; for the year 1844.
26. Stöhr, Ph., Über die Natur der Thymuselemente. Anat. Hefte. Bd. XXXI. 1906.
— Lehrbuch der Histologie. Jena 1898.
27. Thompson, F. D., The thyroid and parathyroid gland troughout vertebrates, with observations on some other closelly related structures. Phil. Trans. London. Vol. CCI. Series B. 1910.
28. Toldt, C. Über die lymphoiden Organe der Amphibien. Sitz.-Ber. Akad. Wien. Bd. LVIII. Abt. II. 1868.
29. Wiedersheim, R., Die Anatomie des Frosches. 2. Aufl. Braunschweig 1896—1904.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI und XII.

Fig. 1. Die Kiemenhöhle einer Anurenlarve vor und nach der Degeneration der inneren Kiemen. *O*, Operculum; *K*, obliterierender Branchialraum, *d.K.*, *m.K.*, *v.K.*, dorsale, mediale, ventrale Kiemenreste (nach MAURER).

Fig. 2. Querschnitt einer *Hyla*-Larve in der Kehlgegend. *D*, Darm; *O*, caudales Ende der Ohrkapsel; *B.H.*, Bauchhöhle; *o.K.*, obliterierende Kiemenhöhle (nach STÖHR).

Fig. 3 (vide die Microphotographie Fig. 3a). Aus einem Querschnitt durch *Rana esculenta* knapp nach überstandener Metamorphose. *O*, Oesophagus; *Z*, Zungenbein; *T*, Glandula thyroidea; *e*, Epithelkörper; *h.p.*, Musculus hypoglossus; *sth.*, Musculus sternohyoideus; *K*, Kiemenrest; der Schnitt zeigt die oft miteinander verwechselten Organe *K*, *T*, *e*.

Fig. 3a. vide Fig. 3.

Fig. 4. *Rana esculenta*, ausgewachsenes Exemplar.

M.sm. Musculus submentalis,	*V.K.*, ventraler Kiemenrest
M.ghd. » gonohyoideus	*c.p.*, Corpus propericardiale
M.smx. » submaxillaris	*E*, Epithelkörper
M.sthd. » sternohyoideus	*C*, Cor
M.ohd. » omohyoideus	*P*, Pericardium
N.hp., Nervus hypoglossus	*T*, Thyroidea.
V.j.e., Vena jugularis externa	(Nach GAUPP-ECKER.)

Fig. 5. Verschiedene Formen des ventralen Kiemenrestes von *Rana esculenta*.

Fig. 6. a) Der ventrale Kiemenrest (*K*) durch eine Brücke von fetthaltigem Bindegewebe (*B*) in zwei Balken getrennt (*Rana* sp.).

b) Der ventrale Kiemenrest (*K*) mit angelagertem Epithelkörper (*E*), Bindegewebe (*B*) strangförmig ausgebildet.

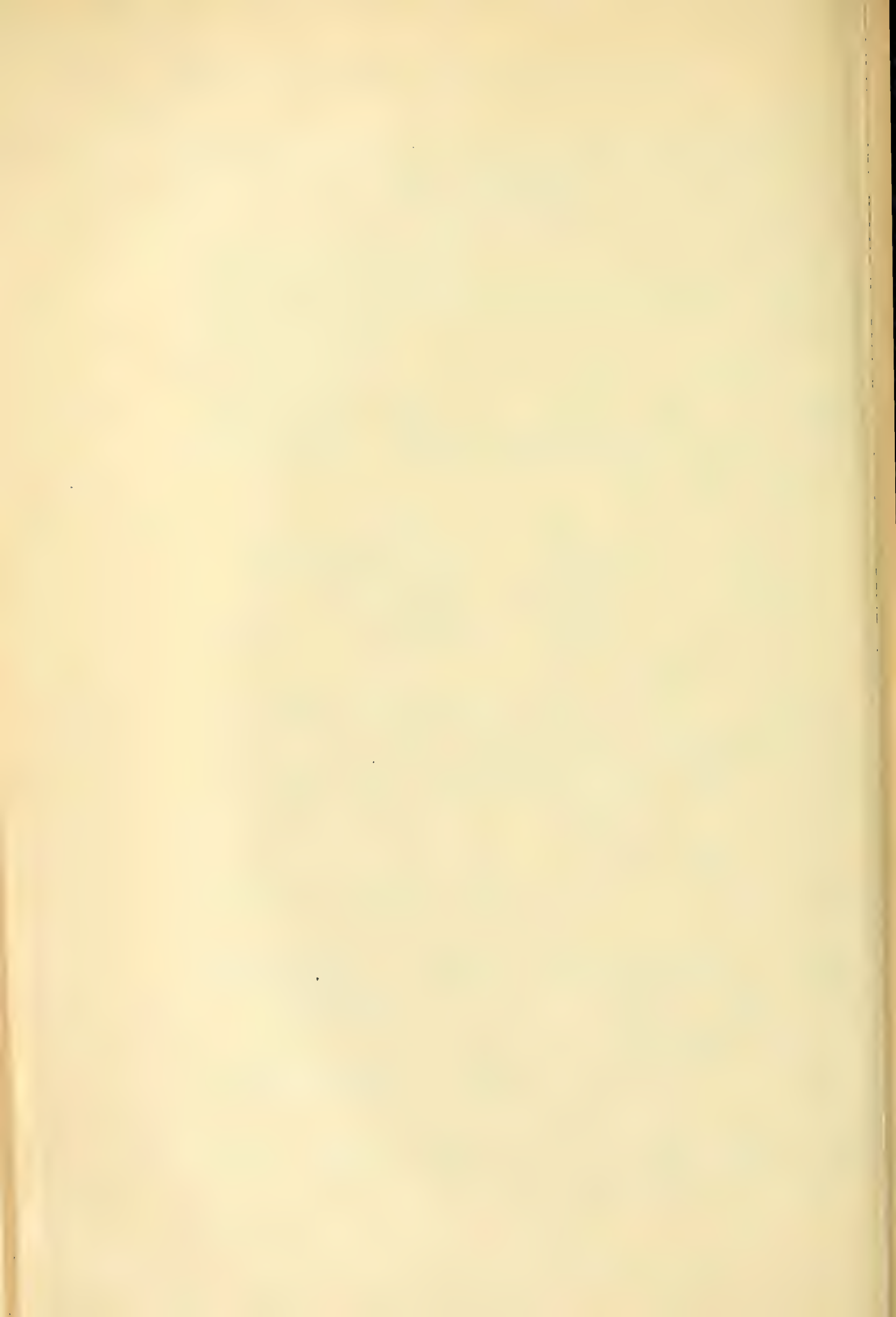
Fig. 7. Der ventrale Kiemenrest eines alten Tieres mit mächtig ausgebildeter Hülle von Bindegewebe (*B*).

Fig. 8. Microphotographie. Die bindegewebige Hülle vom Kiemenrest abpräpariert; in der Hülle die beiden Epithelkörper (*E*) und die dunkel vortretenden Blutbahnen.

Fig. 9. Schema der arteriellen und venösen Blutversorgung im Kiemenrest (*K*). *B.H.*, Hülle von fetthaltigem Bindegewebe. Die Venen sind dunkel eingetragen. *g.c.*, Carotidendrüse; *r.mg.*, Ramus musculo-glandularis; *a.c.e.*, Arteria car. externa. Ein Blutgefäß (*x*) durchsetzt das Organ, ohne sich in demselben zu verzweigen.

Fig. 10. Microphotographie. Schnitt durch den Kiemenrest. Die Blutbahnen treten dunkel hervor. Das zentral gelegene, abführende Gefäß ist quer getroffen.

Fig. 11. Schema der Schlundspaltenderivate für Anuren. *I, II ... VI?* erstes bis sechstes Schlundtaschenpaar; t_1?, t_2, Glandula thymus; *e*, Epithelkörper; *T*, Glandula thyroidea; *c.p.*, Corpus postbranchiale; K_1, K_2, K_3, Kiemenreste. (Nach MAURER, etwas verändert.)



Das Nervensystem der Octopoden.

Von

Alfred Pfefferkorn

aus Wurzen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 13 Figuren im Text und Tafel XIII und XIV.

Inhalt.

Seite

Einleitung 425
Systematik und Literatur 427
Material und Technik 432
I. Die ganglionären Centren und ihre Commissuren 434
a) Bei den Octopodiden 434
b) Bei den Bolitaeniden 443
c) Bei den Philonexiden 444
d) Bei den Cirroteuthiden 449
II. Das periphere Nervensystem 450
a) Nerven des Ganglion cerebrale 450
b) Nerven des Ganglion viscerale 466
c) Nerven des Ganglion pedale 487
d) Nerven des Ganglion brachiale 496
e) Nerven des Ganglion buccale superius 503
f) Das Ganglion buccale inferius und seine Nerven 512
Zusammenfassung 518
Schlußbetrachtung 520
Literaturverzeichnis 524
Erklärung der Abkürzungen 528
Erklärung der Abbildungen 531

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Sie bildet die Fortsetzung und Ergänzung einer Reihe von Untersuchungen über das Nervensystem der Cephalopoden, die auf Anregung von Herrn Professor Dr. Carl Chun hier entstanden. Auf die Arbeiten von Chun und Richter, welche

einige typische Vertreter der Oegopsiden behandeln, sowie von Hillig, der *Sepia officinalis*, die bekannteste Species der Myopsiden, eingehender untersucht hat, lasse ich jetzt eine Beschreibung des Nervensystems der Octopoden folgen. Ich abstrahiere, wie ich von vornherein betonen möchte, vollkommen von histologischen und mikroskopisch-anatomischen Details und beschränke mich wie meine Vorgänger darauf, eine topographische Anatomie des Nervensystems der bekanntesten und wichtigsten Vertreter dieser Ordnung zu geben. Bei dem relativ geringen Formenreichtum der Octopoden bin ich, gestützt auf mehrere neuere Untersuchungen, in der glücklichen Lage, fast sämtliche Familien dieser Gruppe in den Kreis meiner Betrachtungen ziehen und auch einen vergleichend-anatomischen Überblick über das Nervensystem dieser interessanten Tiere geben zu können.

Vor allem lag mir aber auch am Herzen, einem schon lange fühlbaren Bedürfnis der Physiologen abzuhelfen und eine anatomische Basis für physiologische Untersuchungen zu liefern. Besonders die Octopoden haben sich unter den Tintenfischen als ausgezeichnete Versuchsobjekte erwiesen und stehen im Begriff, wie Bauer sagt, mit Frosch und Kaninchen zu rivalisieren. Ist es nun oft schon nicht ganz leicht, an eigens zu diesem Zwecke konserviertem Material die Nerven zu verfolgen, um wieviel schwerer für den Physiologen, der an frischen Tieren arbeiten muß, wenn ihm die topographisch-anatomische Grundlage fehlt. Nun sind wir zwar über das centrale Nervensystem der beiden hier hauptsächlich in Betracht kommenden Genera *Eledone* und *Octopus* schon ganz gut orientiert, um so weniger dagegen über das periphere. Das einzige Werk, das wir hierüber besitzen, ist die schöne Arbeit Chérons, die allerdings dem heutigen Stande der Forschung nicht mehr ganz entspricht. Die Physiologen, die an der Zoologischen Station zu Neapel ihre Untersuchungen angestellt haben, haben sich meist auf den handschriftlichen Nachlaß von Jatta gestützt, aber auch er hat sich mehr mit dem centralen als dem peripheren Nervensystem befaßt, und sein nicht abgeschlossenes Werk hat manchmal irregeführt. So schien denn eine nochmalige intensive Bearbeitung dieser Verhältnisse eine nicht ganz undankbare Aufgabe zu sein, der ich mich gern unterzogen habe.

Bevor ich zur Behandlung des Themas selbst übergehe, möchte ich auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat Prof. Dr. Chun, dem ich die Anregung zu dieser Arbeit verdanke, meinen aufrichtigsten und herzlichsten Dank ausspre-

chen für sein stetes Interesse und die vielfachen Förderungen, die er mir zu teil werden ließ[1]. Mit größter Bereitwilligkeit sorgte er im Verein mit Herrn Dr. HEMPELMANN für die Erfüllung meiner Wünsche in bezug auf Versorgung mit Material, das ich von den zoologischen Stationen zu Neapel und Rovigno erhielt. Auch die übrigen Dozenten des Institutes, Herr Prof. Dr. WOLTERECK und Herr Dr. STECHE, verpflichteten mich zu Dank durch ihr freundliches Interesse an der Arbeit. Herrn Dr. NAEF in Neapel danke ich verbindlichst für die teilweise Überlassung von JATTAS handschriftlichem Nachlaß und seiner Zeichnungen. Schließlich verdanke ich Herrn stud. rer. nat. EBERSBACH noch einige wertvolle Angaben über das Nervensystem von *Cirroteuthis*.

Systematik und Literatur.

Es sei mir gestattet, zunächst einiges über die Systematik der Octopoden vorauszuschicken, da wir ja im Laufe der Arbeit einen Blick über das gesamte System derselben werfen wollen. HOYLE bringt im Challenger Report 1886 eine Übersicht über alle bis dahin bekannten Species, die bis auf die Familien herunter hier kurz angeführt werden sollen:

Octopoda.

Division I. *Lioglossa.*
- Family 1. *Pteroti* (*Cirroteuthidae*).

Division II. *Trachyglossa.*
- Family 2. *Amphitretidae.*
- Family 3. *Argonautidae.*
- Family 4. *Philonexidae.*
- Family 5. *Alloposidae.*
- Family 6. *Octopodidae.*

Auch in seinen späteren Schriften hat HOYLE diese Einteilung ungefähr beibehalten, nur wendet er statt des Namens *Philonexidae* den Namen *Tremoctopodidae* an und ersetzt *Octopodidae* durch *Polypodidae.* Zu den Octopodiden rechnet er übrigens auch *Bolitaena* und *Eledonella*, zwei Formen, die später von CHUN als eine selbständige Familie »Bolitaenidae« abgetrennt wurden.

[1] Geheimrat CHUN ist, während ihm diese Arbeit zur Durchsicht vorlag, leider verstorben. So kann ich ihm meinen Dank nur noch in die Ewigkeit nachrufen.

Nicht wesentlich unterscheidet sich von Hoyle das neue System von Naef 1912. Es hat folgende Einteilung:

Octopoda.

I. Unterordnung: *Lioglossa.*
 1. Familie: Cirroteuthidae.
 2. Familie: Opisthoteuthidae.
II. Unterordnung: *Trachyglossa.*
 3. Familie: Amphitretidae.
 4. Familie: Bolitaenidae.
 5. Familie: Polypodidae.
 6. Familie: Argonautidae.

In der Familie der Argonautiden sind bei Naef auch die Philonexiden (einzige Gattung *Tremoctopus*) und Alloposiden (einziges Genus *Alloposus*) Hoyles mitenthalten. Dagegen trennt er die *Pteroti* in die Familien der *Cirroteuthidae* und *Opisthoteuthidae.*

Wenn wir jetzt einmal das System von Naef zu Grunde legen, so sind wir, wie aus der folgenden Literaturübersicht hervorgeht, über das Nervensystem der Hauptvertreter sämtlicher Familien unterrichtet mit Ausnahme der seltenen Familie der Amphitretidae (einziges Genus *Amphitretus*). Wir können uns also ein ungefähres Bild vom Bau des Nervensystems der gesamten Octopoden jetzt schon verschaffen. Da es uns aber in dieser Arbeit auf die Systematik nicht weiter ankommt, so will ich der Einfachheit halber, wie dies auch in den meisten Lehrbüchern (Hertwig, Claus) getan ist, nur die drei Familien der Octopodidae, Philonexidae und Cirroteuthidae unterscheiden und diesen noch die Bolitaenidae angliedern. Die bekanntesten Gattungen dieser Familien sind dann:

Octopodidae (*Eledone, Octopus, Scaeurgus*).
Philonexidae (*Argonauta, Ocythoe, Tremoctopus*).
Cirroteuthidae (*Cirroteuthis, Opisthoteuthis*).
Bolitaenidae (*Bolitaena, Eledonella*).

Überschauen wir nun einmal die unserm Thema zu Grunde liegende Literatur. Diese konzentriert sich natürlich in der Hauptsache auf die Octopodiden mit den beiden bekanntesten und häufigsten Species *Eledone moschata* und *Octopus vulgaris.* Die einzige Arbeit, die das Gesamtnervensystem dieser beiden Tiere, sowohl das centrale als auch das periphere, gleichmäßig behandelt, ist bis auf den heutigen Tag die treffliche Arbeit des Franzosen Chéron, »Recherches

pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux« (1866). Hier finden wir auch eine vollständige Übersicht über die ältere Literatur, die zum Teil nur historischen Wert hat, so daß es sich für mich erübrigt, darauf einzugehen. CHÉRON gibt in einem ersten Kapitel eine »Anatomie descriptive« des Nervensystems von »*Eledone moschatus, Octopus vulgaris, Sepia officinalis* und *Loligo*«, in einem zweiten und dritten Kapitel, die für uns weniger in Betracht kommen, eine mikroskopisch-anatomische und histologische Beschreibung desselben. Er beschreibt parallel nebeneinander das Nervensystem von *Eledone* und *Octopus*, das erstere ausführlicher, das letztere, das ja sehr wenig Differenzen aufweist, kursorischer. Für seine Zeit und bei dem Mangel der optischen Hilfsmittel ist diese Arbeit CHÉRONS gewiß eine hervorragende Leistung. Ich werde im Laufe der Arbeit immer wieder auf diesen Autor zurückzukommen haben.

Ein Jahr später (1867) erscheint eine Arbeit der beiden russischen Forscher OWSJANNIKOW und KOWALEWSKY »Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden«. Wie schon der Titel sagt, beschränken sich diese Autoren auf das centrale Nervensystem der Cephalopoden. Sie geben eine recht gute Beschreibung des Gehirns von *Octopus vulgaris*, die wesentlich klarer ist als die CHÉRONS. Auch die beiden Zeichnungen des Gehirns von *Octopus* (von oben und von der Seite gesehen) auf Tab. V, Fig. 3 und 4 müssen als gelungen bezeichnet werden.

Das nächste Werk, das für die Octopoden in Betracht kommt, ist die »Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken« von H. v. JHERING (1877). Auch dieses Buch bringt nur eine ganz kurze Beschreibung des Centralnervensystems der Octopoden (*Eledone*) S. 258 und 259 und stützt sich im übrigen auf die früheren Autoren. Es schaffte aber den Boden für eine einheitliche Nomenklatur.

Eine schöne Abhandlung brachte uns das nächste Jahr (1878) in der Arbeit von DIETL, »Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere«. DIETL hat den Bau des Gehirns von *Eledone* und *Sepiola* mikroskopisch untersucht. Er kommt auf Grund seiner mikroskopischen Untersuchungen zur Einteilung der Oberschlundmasse in verschiedene Lobi, die sich vollkommen mit den äußeren Befunden am Gehirn der Cephalopoden decken. Seine Nomenklatur ist von den neueren Arbeiten übernommen worden.

Bevor ich zur Besprechung der Literatur der übrigen Octopoden

übergehe, möchte ich noch des ungedruckten, handschriftlichen Nachlasses von Jatta gedenken, den mir Herr Dr. Naef aus der Bibliothek der Zoologischen Station zu Neapel liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt hat. Jatta selbst hat nur weniges daraus in mehreren kleinen Aufsätzen publiziert. Ich erhielt das Manuskript und die hinterlassenen Zeichnungen jedoch erst, als ich meine Untersuchungen bereits abgeschlossen hatte. Da Bauer in seiner »Einführung in die Physiologie der Cephalopoden« (1909) bereits Verschiedenes aus dem Nachlaß veröffentlicht, und auch ab und zu ein Physiologe, wie schon oben erwähnt, auf ihm gefußt hat, so möchte ich an dieser Stelle etwas auf Jattas Arbeit mit eingehen. Jatta hat fast sämtliche Octopodenspecies des Golfes von Neapel auf ihr Nervensystem hin untersucht. In seiner »Descrizione del Sistema nervoso degli Octopodi« behandelt er eingehend das Nervensystem von *Octopus vulgaris*, aber auch er legt das Schwergewicht auf die Ganglien und das Centralnervensystem, dessen einzelne Teile er sehr ausführlich beschreibt. Das periphere Nervensystem erledigt er schneller, auf eine feinere Untersuchung desselben hat er sich nicht eingelassen. Die wichtigsten Zeichnungen haben Bauer, bzw. Uexkuell und Magnus publiziert. Sehr wertvoll ist, daß Jatta auch die übrigen Species der Octopodiden, wie *Octopus macropus*, *Scaeurgus tetracirrhus*, *Scaeurgus unicirrhus*, *Eledone moschata* und *Eledone Aldrovandi* mit in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen hat; er gibt darüber kurze Berichte, aus denen aber hervorgeht, daß keine nennenswerten Unterschiede zwischen diesen Formen bestehen. — Außer den Octopodiden hat Jatta nun aber auch die Philonexiden mit herangezogen und zum ersten Male eine Beschreibung des Nervensystems von *Ocythoe* gegeben, sich aber auch hier fast nur auf das Gehirn und die Ganglien beschränkt. Im Anschluß hieran erbringt er in zwei kurzen Berichten den Nachweis, daß das Nervensystem von *Argonauta* und *Tremoctopus* sich ähnlich dem von *Ocythoe* verhält. Für diese drei Formen existieren auch noch drei ganz hübsche Übersichtszeichnungen. — Im Laufe der Arbeit werde ich noch hier und da einmal auf Jatta zurückgreifen müssen; da es sich bei ihm aber um eine unfertige Arbeit handelt, kann ich mich nicht spezieller mit ihr befassen. Da das Manuskript wohl kaum noch zur Veröffentlichung gelangen wird, möchte ich auf diese letzte, sehr fleißige Arbeit Jattas auch an dieser Stelle nochmals hingewiesen haben.

Über das Nervensystem der Philonexiden existiert neben den eben erwähnten Angaben Jattas eigentlich nur noch die Abhand-

lung von VAN BENEDEN, »Mémoire sur l'Argonaute« (1838). Der Verfasser bespricht das Nervensystem von *Argonauta*, in der Hauptsache Gehirn, Visceralis und Sympathicus. Wenn man von seinen Versuchen, überall Beziehungen zwischen dem Nervensystem von *Argonauta* und dem der Wirbeltiere herzustellen, absieht, weist die Arbeit eine für die damalige Zeit erstaunlich gute Beobachtung auf. Seine Zeichnungen übertreffen bei weitem die von CHÉRON.

Einige kurze Notizen über *Argonauta* und eine schematische Zeichnung des Gehirns finden sich dann noch bei PELSENEER in »Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes« (1888).

Über das Nervensystem der Cirroteuthiden sind wir erst in neuester Zeit genauer unterrichtet worden. Mit der Anatomie von *Opisthoteuthis depressa* haben sich zuerst die beiden Japaner IJIMA und IKEDA beschäftigt, doch erwähnen sie noch nichts über das Nervensystem dieses Tieres, ebensowenig über das von *Amphitretus*. Dagegen geht MEYER in seiner Dissertation »Die Anatomie von *Opisthoteuthis depressa* (IJIMA und IKEDA)« (1906) recht ausführlich auf dasselbe ein; leider fehlten ihm aber damals noch moderne Nervenarbeiten, die ihm als Grundlage hätten dienen können. — Das wenige, was wir über das Nervensystem von *Cirroteuthis* wissen, haben uns die beiden Dänen REINHARDT und PROSCH überliefert in ihrer Untersuchung »Om Sciadephorus Mülleri (Eschr.)« (1846); doch befindet sich bereits eine neue Untersuchung über die Gesamtanatomie dieses interessanten Octopoden im hiesigen Institute in Bearbeitung, die auch das Nervensystem eingehend mit berücksichtigen wird.

Was endlich die Bolitaeniden anlangt, so hat uns CHUN über ihr Nervensystem interessante Mitteilungen gemacht in seinem Aufsatz »Cirrothauma, ein blinder Cephalopod« (1911). Wir finden hier eine kurze Beschreibung von Gehirn, Sinnesnerven und Visceralis von *Bolitaena* und *Eledonella*. Eine ausführlichere Untersuchung über das Nervensystem dieser beiden Formen wird sein II. Teil der Cephalopoden in den wissenschaftlichen Ergebnissen der deutschen Tiefsee-Expedition bringen, der im Erscheinen begriffen ist.

Es existieren noch eine Menge Arbeiten, die über bestimmte Teile des Nervensystems berichten; ich werde sie später bei den betreffenden Abschnitten zitieren. Dagegen möchte ich hier noch die schöne Arbeit von BAUER, »Einführung in die Physiologie der Cephalopoden« (1909) erwähnen, die uns einen Überblick über die gesamte Physiologie derselben verschafft. Auch kommt er auf die Anatomie des

Nervensystems der Cephalopoden zu sprechen, meist in Anlehnung an JATTAS Nachlaß.

In der Literaturübersicht habe ich in der Hauptsache nur die Arbeiten angeführt, die für die makroskopisch-anatomische Beschreibung des Nervensystems der Octopoden in Betracht kommen. Ein größeres Literaturverzeichnis, in dem auch die mikroskopischen Untersuchungen und die ältere Literatur erwähnt sind, hat HILLIG angegeben, auf den ich hier verweisen möchte.

Material und Technik.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf *Eledone moschata*, den gemeinen Moschuspolyp (nach NAEF heißt er jetzt *Moschites moschata*), daneben habe ich aber stets den gemeinen Pulp, *Octopus vulgaris* (*Polypus vulgaris* nach NAEF) mit zum Vergleich herangezogen. Es ergeben sich dabei aber so wenig Differenzen im Nervensystem dieser beiden so nahe stehenden Gattungen, daß ich von einer gesonderten Beschreibung des letzteren wohl absehen kann; wo sich Abweichungen vorfinden, werde ich sie nebenher miterwähnen. — Die Zeichnungen sind nach Präparaten von *Eledone moschata* hergestellt, aus rein praktischen Gründen, da mir hier besseres und größeres Material zur Verfügung stand, sie könnten in den meisten Fällen auch für *Octopus* gelten; einzelne Abweichungen werden wohl kaum Schwierigkeiten verursachen — der Physiolog, der an *Octopus* arbeitet, wird sich sicherlich ebenso gut nach ihnen richten können. Bei difficileren Sachen (Augeninnervierung, Unterschlundganglion) habe ich die Nerven in ihren topographischen Beziehungen zu den sie umgebenden Organen eingezeichnet, um dem Physiologen ein Auffinden derselben zu erleichtern; vielleicht werden auch die beigegebenen Photographien der Vorstellung zu Hilfe kommen.

Neben den beiden oben erwähnten Octopodiden habe ich auch das Nervensystem von *Argonauta argo* etwas eingehender nachgeprüft, der gute Erhaltungszustand zweier alter Spiritusexemplare lud dazu ein. Die peripheren Nerven waren im großen und ganzen dieselben wie bei *Eledone*, so daß ich sie gleich im Anschluß an letztere immer mit beschreiben kann. Dagegen erforderte das Centralnervensystem eine gesonderte Besprechung.

Herr Professor CHUN überließ mir dann noch die wertvollen Exemplare von *Eledonella* und *Bolitaena*, an denen er seine Untersuchungen angestellt hatte, zur Durchsicht, wofür ich ihm zu beson-

derem Danke verpflichtet bin. Ich habe an ihnen noch einige Kleinigkeiten gefunden und werde sie an den betreffenden Stellen anbringen.

Da das centrale Nervensystem der Octopodiden schon bedeutend besser bekannt ist als das periphere, habe ich naturgemäß den Schwerpunkt meiner Arbeit auf das periphere Nervensystem gelegt. Aber auch das Centralnervensystem habe ich noch einmal gründlich nachgeprüft, und es im Zusammenhang mit dem der übrigen Gruppen beleuchtet. — Bei der Nomenklatur war ich bestrebt, soviel wie möglich die Bezeichnungen der älteren Autoren zu übernehmen, mich aber in der Hauptsache an die von Chun, Hillig und Richter zu halten.

Die Orientierung der Tiere erfolgte nach Jatta; der Kopf des Octopoden befindet sich vorn, die Spitze des Eingeweidesackes hinten, die Trichterseite bildet die Ventral-, die ihr gegenüberliegende die Dorsalseite. Für die vergleichend-anatomischen Betrachtungen muß ich, um einen Einklang zu erzielen, auch *Opisthoteuthis*, der nach Hescheler orientiert ist, ausnahmsweise hier in diese Lage bringen.

Zum Schluß noch einiges über die Technik. Zur Präparation verwandte ich Männchen und Weibchen von *Eledone moschata* von etwa 12 cm Körperlänge (bis zur Armbasis gerechnet), von *Octopus* standen mir nur etwas kleinere Tiere zur Verfügung. — Die einzige für die Präparation der Nerven geeignete Konservierung bei den Octopodiden ist die mittels Chromessigsäure (nach Dr. Naef). Hillig hat die Fixationsvorschrift auf S. 742 seiner Arbeit angegeben. Nur bei dieser Konservierung kann man mit ziemlicher Sicherheit auf ein Vorwärtskommen bei der Präparation der peripheren Nerven rechnen. Auch das Gehirn war immer sehr gut erhalten, und ich kann nicht sagen, daß ich mit Formolmaterial hier ein wesentlich besseres Präparationsobjekt bekommen hätte. Ein Zerfallen des centralen Nervensystems, wie es Hillig bei *Sepia* beschreibt, habe ich nie wahrgenommen. Das Material ist nicht allzu hart, es hat daher den Vorteil, daß sofort lospräpariert werden kann, während frisches Formolmaterial oft monatelang gewässert werden muß, um es nur einigermaßen weich zu bekommen. Die Nervenpräparation einer *Eledone* oder eines *Octopus* bietet infolge des reichlichen, mitunter sehr verfilzten Bindegewebes und der starken Muskulatur oft recht erhebliche Schwierigkeiten, im Gegensatz zu den schlankeren Oegopsiden, wo das erstere fast ganz fehlt.

Bei Chromessigsäurematerial ist nun das Bindegewebe und

namentlich die Muskulatur etwas grünlich gefärbt, während sich die Nerven weißlich davon abheben, nur dadurch ist ein Vorwärtskommen bei der feineren Präparation möglich. An frischem Formolmaterial, an dem ich zuerst arbeitete, wo Nerven und umgebendes Gewebe einheitlich weißlich gefärbt waren, mußte ich das Präparieren bald aufgeben. Dagegen eigneten sich alte Spiritusexemplare, bei denen das Fleisch schon eine bräunliche Färbung angenommen hatte, noch ganz gut, so ließen sich die beiden *Argonauta*-Weibchen aus der hiesigen Sammlung noch ganz vorzüglich präparieren.

Ein sehr wertvolles Hilfsmittel für die feinere Präparation war mir die Zeisssche binoculare Lupe, mit einem eisernen Standfuß versehen, so daß das lästige Eintauchen in das Präparierbecken wegfiel. — Ich habe fast ausschließlich unter der Lupe präpariert mit den schwächsten Ocularen (2) und Objektiven (F = 55), was einer etwa 6-fachen Vergrößerung entspricht. Ein Beleuchtungsapparat, der vorn zwischen den beiden Tuben befestigt war, schickte mittels einer kleinen Glühbirne das Licht gerade an die Stelle, an der jeweilig präpariert wurde. Man kann statt dessen das Objekt auch mittels elektrischen oder Gaslichts beleuchten, das man durch eine sog. Schusterkugel strahlen läßt.

Gehirn und fast sämtliche austretende Nerven wurden von dorsal, bzw. von der Seite präpariert. Um auf das Gehirn zu stoßen, geht man am besten in der Mitte der Verbindungslinie der beiden Augen in die Tiefe. Nur beim Nervus visceralis und bei den peripheren Teilen des Pallialis macht sich eine Präparation von der Ventralseite notwendig.

I. Die ganglionären Centren und ihre Commissuren.

a. Octopodiden.

Die ganze centrale Nervenmasse der Octopoden (man hat sie infolge der starken Konzentration der Ganglien, die ja hier noch weiter gediehen ist als bei den Decapoden, als »Gehirn« bezeichnet) besteht aus einem »Schlundring«, der den Oesophagus kurz nach seinem Austritt aus dem Pharynx umgibt. Dieser Schlundring setzt sich zusammen aus einer über der Speiseröhre gelegenen »Oberschlundmasse« = Suprapharyngealportion und einer unter ihr liegenden »Unterschlundmasse« = Subpharyngealportion. Diese Namen, die von Jhering eingeführt und von Dietl übernommen worden sind, sind nicht ganz korrekt; schon Chéron nennt diese beiden Teile richtiger »Masse supérieure du collier oesophagien« und »Masse sous-oesopha-

gienne«, denn sie liegen im Bereich des Oesophagus, und nicht des Pharynx. Ich will sie deshalb als Supra-, bzw. Suboesophagealportion bezeichnen, indem ich noch bemerke, daß auch VON UEXKUELL bereits diese Namen dafür gebraucht.

Beide Abteilungen des Gehirns werden durch zwei Commissurenpaare, ein hinteres stärkeres und ein vorderes schwächeres, in Verbindung gebracht, so daß sich also zwischen ihnen ein Loch im Gehirn befindet, welches bei den einzelnen Familien der Octopoden verschiedene Gestalt besitzt. Die Supraoesophagealportion besteht wieder aus zwei Paaren von Ganglienknoten, dem »Ganglion cerebrale« und dem »Ganglion buccale superius« (= Lobus supraoesophagealis DIETL), welch letzteres ja bei den Octopoden an das Gehirn herangerückt ist, die Suboesophagealportion aus den bekannten drei Ganglienknotenpaaren, welche in der Richtung von vorn nach hinten als »Ganglion brachiale«, »Ganglion pedale« und »Ganglion viscerale« bezeichnet werden. Eine Trennung der beiden Ganglienknoten eines jeden Paares ist am Octopodengehirn äußerlich unmöglich; nur am Ganglion buccale superius weist gewöhnlich eine seichte Furche auf die Doppelnatur des Ganglions hin. Noch besser ist dieselbe oft beim Ganglion buccale inferius ausgeprägt, das aber nicht mehr zum Centralnervensystem gerechnet werden kann.

Das Gehirn ist bei den Octopodiden von einer Knorpelkapsel völlig eingeschlossen, die sich jedoch nicht in unmittelbarem Kontakt mit den Nervencentren befindet, sondern namentlich auf der Dorsalseite einen ziemlichen Zwischenraum läßt (Taf. XIV, Fig. 4, 7), der nach PETIT mit einer »couche de tissu muqueux« erfüllt ist. Außerdem erreichen feine, die Kapsel durchbrechende Blutgefäße, die natürlich nicht mit abgehenden Nervenstämmen verwechselt werden dürfen, das Gehirn in dieser Höhlung. Damit es nun darin auch den nötigen festen Halt besitze, ist das Gehirn mit zwei Bändern an der Knorpelkapsel befestigt. Diese beiden Bänder entspringen auf beiden Seiten, etwa an der Grenze zwischen Lobus verticalis und Lobus basalis, liegen über dem Opticusstiel und ziehen schräg nach oben außen, wo sie sich an der Kapsel anheften. Ich habe sie nicht in meine Figuren eingezeichnet, doch hat sie JATTA bereits dargestellt. Ich verweise deshalb auf seine beiden Abbildungen (publiziert von MAGNUS [1902] Fig. IV auf Taf. VII und Fig. V auf Taf. VII). Diese Ligamente sind bei *Eledone* ganz kurz und mehr faseriger Natur, während sie bei *Octopus* ein langes, festes Band darstellen. Auch bei *Argonauta* finden sie sich als schöne Bänder, die denen von *Octopus* gleichen. — An

den beiden Seiten, wo die Augenkapseln mit der Gehirnkapsel zusammentreffen, und wo der Opticusstiel durchtritt, liegt das Gehirn ziemlich fest der Knorpelwandung an.

Wesentliche Unterschiede im Gehirnbau von *Eledone* und *Octopus* sind nicht vorhanden, nur sind die Ganglien der Suboesophagealportion bei *Octopus* noch näher zusammengerückt als bei *Eledone*. (Ich möchte darauf nochmals aufmerksam machen.) Stets ist die Unterschlundmasse etwas länger als die Oberschlundmasse, aber nicht doppelt so lang, wie dies Chéron für *Eledone* angibt. Das kommt daher, weil er in Fig. 44 das Brachialganglion viel zu weit nach vorn zeichnet, in Wirklichkeit liegt es in derselben Höhe wie das obere Buccalganglion, und nur ein Teil des Visceralganglions ragt hinten unter der Oberschlundmasse hervor. Nach meinen Messungen verhält sich Oberschlundmasse : Unterschlundmasse bei *Eledone* etwa wie $5 : 7^1/_2$, bei *Octopus* wie 5 : 6. — Durch den Kanal zwischen Supra- und Suboesophagealportion passieren der Oesophagus mit den beiden Nervi sympathici, der Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen nebst seinen Nerven und die Arteriae buccales innerhalb der Vena perioesophagealis.

1. Supraoesophagealportion.

Die Supraoesophagealportion besteht aus dem Ganglion cerebrale und dem Ganglion buccale superius. Die früheren Autoren kennen ein Ganglion cerebrale bei den Cephalopoden nicht, sondern reden immer nur schlechtweg von der Oberschlundmasse, so z. B. Chéron. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß Oberschlundmasse bei Decapoden und Octopoden nicht gleichwertig zu setzen ist, daß man vielmehr bei den Octopoden noch ein Ganglion zu der sog. Oberschlundmasse rechnet, welches bei den Decapoden stets als selbständig betrachtet wird, eben das oben erwähnte Ganglion buccale superius. Dem wird durch Einführung des Namens »Ganglion cerebrale« abgeholfen, ein Name, der hauptsächlich erst durch Chun bei den Cephalopoden eingebürgert worden ist; doch erwähnt ihn auch schon Pelseneer, der ihn allerdings wieder für beide Ordnungen gebraucht. — Um nun im Einklang mit der Nomenklatur von Chun, Hillig und Richter zu bleiben, muß auch ich das Ganglion buccale superius bei den Octopoden gesondert betrachten, obwohl es so innig mit dem Ganglion cerebrale verschmolzen ist; übrigens hat Chun dasselbe schon bei *Bolitaena* getan.

Die Gestalt der Supraoesophagealmasse läßt sich schwer mit einem treffenden Gegenstand vergleichen. Durch die Angliederung des Gan-

glion buccale superius hat sie eine wesentlich andre Form angenommen als bei den Decapoden. Sie besitzt hinten ihre größte Breite, verschmälert sich etwas nach vorn und verbreitert sich dann wieder etwas zum Ganglion buccale superius. Den größten Teil der Supraoesophagealportion nimmt natürlich das Ganglion cerebrale ein, während das davor gelegene Ganglion buccale superius nur einen ganz geringen Raum beansprucht.

Ganglion cerebrale.

Das Cerebralganglion (Taf. XIII, Fig. 1, 2 und Taf. XIV, Fig. 3, 4 *g.cer.*) gliedert sich wieder in fünf einzelne Lobi, die nach DIETL als Lobus frontalis inferior, Lobus frontalis superior, Lobus verticalis, Lobus basalis anterior und Lobus basalis posterior bezeichnet werden. Diese Einteilung, die DIETL nach seinen mikroskopischen Befunden bei *Eledone* gibt, deckt sich in allen Punkten genau mit der äußeren Abgrenzung der einzelnen Lobi untereinander. Man vergleiche hierzu die Photographien des Medianschnittes eines Gehirns von *Eledone* (Taf. XIV, Fig. 10, 11), (die etwa der Fig. 2 auf Taf. I DIETLS entsprechen [sagittaler Längsschnitt des Gehirns]) mit der Gehirnzeichnung (Fig. 2)[1]. Nur eine Abgrenzung von Lobus basalis anterior und Lobus basalis posterior ist äußerlich nicht vorhanden; der hier heraustretende Opticusstiel verwischt jedenfalls die Grenze, die auf dem Schnitt (Taf. XIV, Fig. 11 durch die gebogene Linie angedeutet) so schön zu sehen ist.

Betrachtet man das Gehirn von dorsal, so liegt dem Cerebrale hinten kappenförmig der Lobus verticalis auf, der als eine flache Scheibe von ovaler, vorn etwas abgestumpfter Form auf dem Lobus basalis ruht. Der eben erwähnte Medianschnitt zeigt die scharfe Abhebung desselben vom Lobus basalis posterior sehr deutlich. Eine Andeutung einer Zweiteilung wie bei *Sepia* läßt sich an ihm nicht erkennen, nur an seinem vorderen Rande ist in der Mitte eine schwache Einbuchtung ausgebildet. Das Auffallende ist nun, daß dieser Scheitellappen eine Art Gyrifikation, wenn man es so nennen darf, aufweist, wie sie nirgends mit Sicherheit bei den Decapoden beobachtet wurde[2].

---

[1] Hierzu vergleiche weiter die Abbildungen von HALLER, »Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns« (1913). Taf. XIX, Abb. 62. — Diese Abhandlung kam mir leider zu spät zu Gesicht.

[2] Zwar beschreibt APPELLOEF (Bergens Museums Aarsberetning for 1889) bei *Veranya* eine Fünffelderung der hinteren Gehirnabteilung, und CHÉRON am »Cervelet« von *Loligo* »des raies blanches très fines qui sont comme le rudiment

Fünf (in der Literatur werden auch sieben angegeben) annähernd gleich breite Längswülste = Gyri (v. JHERING bezeichnet sie direkt als »Windungen«) werden durch vier Furchen = Sulci, die ungefähr in der Längsrichtung des Tieres gehen, voneinander geschieden. Der mittelste Gyrus (Gyrus medianus) ist der größte und macht den höchsten Teil des Gehirns aus. Die beiden anliegenden (Gyri mediales) sind schon kürzer; sie sind bilateral-symmetrisch angeordnet, ebenso wie die beiden äußersten (Gyri laterales), die am wenigsten entwickelt sind. Auf diese Verhältnisse möchte ich hier noch einmal besonders aufmerksam machen. Leider ist über die physiologische Bedeutung dieses interessanten Hirnteiles, der so von dem der Decapoden abweicht, fast gar nichts bekannt.

Der Lobus verticalis grenzt nun unten an den Lobus basalis posterior mit einer scharfen Grenze. Der hintere Basallappen nimmt die größte Masse des Cerebrale in Anspruch, er ist nach rückwärts frei, unten geht er vermittels der Commissura lateralis posterior in das Pedal- und Visceralganglion über, in der Mitte grenzt er an den darunterliegenden Oesophagus. Eine äußere Trennung zwischen dem größeren Lobus basalis posterior und dem kleineren Lobus basalis anterior läßt sich, wie schon oben erwähnt, nicht nachweisen. Aus dem Lobus basalis, bzw. schon aus der hinteren Seitencommissur entspringen die drei Nervi ophthalmici superiores, der Opticus und indirekt der Nervus olfactorius. Der Opticusquerschnitt hat einen Durchmesser von 1 mm, er ist lange nicht so mächtig wie bei *Sepia* und den Oegopsiden und hat kreisrunden Querschnitt.

Vor dem Lobus verticalis liegt nun mit ihm noch in gleicher Höhe ein ziemlich starker Querwulst, durch eine Querfurche deutlich von ihm abgegrenzt, nach oben konvex in der Frontal- und Sagittalrichtung. Es ist der Lobus frontalis superior. Von hier aus neigt sich der vordere Teil des Cerebrale mit dem Ganglion buccale superius schief nach vorn unten und bildet mit dem Lobus verticalis einen Winkel von 120 bis 130°. Der Lobus frontalis superior ist etwa keilförmig gestaltet und liegt noch auf der Höhe des Hirns; nach oben frei, grenzt er vorn an den Lobus frontalis inferior. Auch vom Lobus basalis ist er äußerlich abgegrenzt, ich konnte immer eine seichte, etwas gebogene Furche, die vom Vertikallappen nach dem unteren Frontallappen ging, bemerken (Taf. XIII, Fig. 2). Diese Grenze

des bandelettes blanches qui existent sur celui du Poulpe et sur celui de l'Elédone«, doch das ist nicht sicher nachgewiesen, und aus den Abbildungen geht nichts hervor.

stimmt auch mit den mikroskopischen Befunden DIETLS überein. So entsteht also ein Keil, der sich zwischen Lobus basalis und Lobus verticalis einer- und Lobus frontalis inferior anderseits einschiebt.

Der Lobus frontalis inferior ist schon tiefer gelegen, er ist ein querverlaufender Wulst, in dieser Richtung etwas schmäler als der vorhergehende. Die Furche, die ihn vom Lobus frontalis superior trennt, verläuft etwas gebogen nach unten (Taf. XIII, Fig. 2), bis zum »Foramen cerebri«, so daß er mit dem vor ihm liegenden Ganglion buccale superius unten wieder die Decke für den Oesophagus bildet. — Erwähnen möchte ich noch, daß die Physiologen (v. UEXKUELL) für die fünf Teile des Cerebrale andre Bezeichnungen eingeführt haben, die aber der anatomischen Gliederung vollkommen entsprechen. Der Lobus verticalis wird als zweites Cerebral-, der Lobus frontalis superior als erstes Cerebralganglion, der Lobus frontalis inferior als erstes Central-, der Lobus basalis anterior als zweites Central-, der Lobus basalis posterior endlich als drittes Centralganglion bezeichnet (vgl. v. UEXKUELL [1895], Fig. 2, S. 588).

Ganglion buccale superius.

Das Ganglion buccale superius (Taf. XIII, Fig. 1, 2 *g.bucc.sup.*), welches die Fortsetzung des Ganglion cerebrale nach vorn bildet (DIETL nennt es Lobus supraoesophagealis), ist dem selbständigen, durch zwei Commissuren mit dem Ganglion cerebrale verbundenen Ganglion buccale superius der Decapoden vollkommen homolog. Es ist von dem Lobus frontalis inferior durch eine ebenfalls deutliche Furche abgegrenzt und stellt einen etwas gebogenen Wulst dar. Vorn besitzt es eine Einbuchtung, die deutlich die Doppelnatur dieses Ganglions verrät, die Seiten sind infolgedessen mächtiger ausgebildet als die Mitte. Von seinem vorderen Rande entspringen die Lippennerven, an den Ecken die Nervi mandibulares und die Unterschlundcommissuren.

2. Suboesophagealportion.

Die Suboesophagealportion setzt sich aus dem Ganglion viscerale, dem Ganglion pedale und dem Ganglion brachiale zusammen. Die beiden letzteren sind bei den Octopodiden so nahe aneinander gerückt, daß eine äußerliche Trennung unmöglich wird. Dagegen hebt sich das Visceralganglion scharf von dem vorderen Teil der Unterschlundmasse ab, hauptsächlich dadurch, daß es sich ziemlich weit nach ventral verlängert, ein Verhalten, das auch nur den Octopoden, aber allen, zukommt.

Ganglion viscerale.

Das Visceralganglion (Taf. XIII, Fig. 1,2 *g.visc.*), das mit dem Ganglion cerebrale durch die Commissura lateralis posterior in Verbindung steht, grenzt mit seiner Hauptmasse vorn an das Ganglion pedale an. Es knickt dann gegen das letztere mit einem scharfen Winkel ab, so daß es gewissermaßen am Gehirn hinten herabhängt. Sein tiefster Punkt liegt etwa mit dem tiefsten des Brachialganglions in einer Horizontale. Mit seiner Vorderseite liegt es der Gehörkapsel auf, aber der Knorpel erstreckt sich von unten noch ein Stück zwischen Pedale und Viscerale herein. Da hier nun zugleich noch die beiden Pedalarterien in einem Kanale von oben hinten schräg nach vorn unten passieren, so wird das Pedale vom Viscerale im Zentrum durch eine bindegewebige Einlage getrennt. Auf diese Weise erhält das Visceralganglion im Medianschnitte (Taf. XIV, Fig. 11) eine birnförmige Gestalt, der Stiel ist nach unten gerichtet. Es läuft also spitz nach seinem tiefsten Punkte aus, dort, wo die Nervi viscerales abgehen. Auf seiner Oberseite hat das Ganglion eine Rinne für den Oesophagus, die hintere, konvexe Seite wird durch eine schwache Knorpelplatte von der Leberkapsel geschieden, unten durchbricht die Visceralisportion in einem Foramen den Knorpel. Äußerlich hebt sich das Visceralganglion von dem vor ihm liegenden Pedale und Brachiale durch seine stärkere Wölbung nach außen ab, es ist also mehr lateralwärts ausgewuchtet. Es verstreicht nämlich ein schräg nach hinten gerichteter Wulst von länglicher Form vom Opticusstiel nach dem Visceralisaustritt. Dieser fällt nach vorn unten zu ab, während er hinten in den Pallialis übergeht. Durch den Wulst entsteht eine Senke gegen das Pedale zu und auf diese Weise eine annähernd scharfe Abgrenzung. Eine äußere Zweiteilung des Ganglions ist nicht mehr da. Das dorsale Dach zeigt wie bei *Sepia* die Gestalt eines Rechtecks, die lateralen Ränder sind durch die Rinne emporgetrieben. Die beiden Viscerales gehen direkt nebeneinander aus der Mitte ab. Außer ihnen jederseits noch der Nervus capsulae hepaticae anterior und posterior, der Nervus oculomotorius posterior, der Nervus pallialis und collaris, der Nervus infundibuli posterior und der Nervus venae cavae anterior und posterior (letzterer nur bei *Eledone*).

Ganglion pedale.

Am einfachsten von den drei Ganglien der Unterschlundmasse ist das Pedalganglion (Taf. XIII, Fig. 2 *g.ped.*) gestaltet. Es liegt

unten der Gehörkapsel auf und ist überall ungefähr gleich breit, seine Kanten sind abgerundet, seine Oberseite mit einer Rinne für den Oesophagus versehen. Die Grenze gegen das Visceralganglion wurde schon oben angedeutet. Das Pedale, das kleinste Ganglion der Suboesophagealportion, ist also zwischen Viscerale und Brachiale eingeschoben und hängt nach oben durch einen Teil der Commissura lateralis posterior mit dem Cerebrale zusammen. Aus ihm entspringen folgende Nerven: Nervus staticus, Nervus ophthalmicus inferior, Nervus oculomotorius anterior, Nervus musculi adductoris pallii mediani und Nervus infundibuli anterior.

Ganglion brachiale.

An das Pedalganglion schließt sich vorn ohne scharfe äußere Grenze das Armganglion an (Taf. XIII, Fig. 2 *g.brach.*), das an Umfang das Ganglion pedale übertrifft, da es sich von hinten nach vorn ziemlich verbreitert. Cuvier nennt es mit treffendem, seine Gestalt wiedergebendem Ausdruck »Gänsefußganglion« (Ganglion en patte d'oie). Das Ganglion liegt unten dem Gehirnknorpel auf, an dem die vordere Pfeilermuskulatur ansetzt; vorn ist es durch eine dünne Knorpelplatte abgeschlossen, die das Gehirn von dem Schlundkopf davor trennt. Seine Kanten sind abgerundet wie beim Pedale, seine Vorderseite von oben nach unten konvex, von rechts nach links konkav. Die Unterseite dagegen ist glatt. An der Vorderseite des Ganglions entspringen nun auf einer Kreisperipherie mit großem Radius auf jeder Seite die vier Armnerven. Sie setzen sich in gleichen Abständen im Umkreis an das Ganglion an, mit Ausnahme seiner Oberseite. Hier lassen die beiden ersten Armnerven eine Lücke zwischen sich, welche durch die Rinne verursacht wird, in der der Oesophagus verläuft. Mit der Oberschlundmasse steht das Brachiale durch die kurze Commissura lateralis anterior in Verbindung. Vom Brachialganglion entspringen außer den Armnerven indirekt noch die Nervi antorbitales superiores und inferiores sowie die Interbrachiales.

Die beiden Armganglien werden nun dorsal durch eine Commissur verbunden, die den Decapoden gänzlich fehlt. Diese schöne, etwa $^3/_4$ mm breite Commissur, die eigentümlicherweise von den früheren Autoren bei der Präparation der Octopodiden gänzlich übersehen worden ist, überbrückt direkt vor den Commissurae laterales anteriores den Oesophagus; sie liegt unter dem Ganglion buccale superius ziemlich verborgen und wird von ihm nur durch eine dünne Bindegewebsplatte getrennt. Dietl hat sie zuerst bei der mikroskopischen

Untersuchung des Gehirns von *Eledone* gefunden, sie fehlt auch den übrigen Octopoden nicht, wie wir später noch sehen werden. Pelseneer (1888) wies sie dann für *Octopus* als »Commissure supraoesophagienne« nach und gibt auf Taf. XXXVII, Fig. 3 eine Zeichnung davon. Chun, der sie bei *Eledonella* beschrieb, hat ihr den Namen »Commissura ganglii brachialis« gegeben, den ich beibehalten möchte.

3. Commissuren.

Nachdem wir Supra- und Suboesophagealportion betrachtet haben, haben wir noch der Commissuren zu gedenken, die beide in Verbindung setzen. Zunächst die stärkste, die Commissura lateralis posterior (Taf. XIII, Fig. 1, 2 *c.lat.post.*). Sie hat etwa die Breite des Lobus verticalis und verbindet das Cerebralganglion am Lobus basalis mit dem Viscerale und Pedale, in die sie zu etwa gleichen Teilen einstrahlt. Doch ist eine Grenze zwischen Gehirn und Commissur nicht da. — Die Commissura lateralis anterior (Taf. XIII, Fig. 2 *c.lat.ant.*) ist bedeutend schmäler und ziemlich kurz; sie verbindet das Brachialganglion mit dem Lobus frontalis inferior ganglii cerebralis und dem Ganglion buccale superius. So liegt zwischen den beiden Commissuren ein Zwischenraum (Foramen cerebri) von ovaler Gestalt.

Vor die Commissura lateralis anterior endlich kommt noch die schon erwähnte Commissura ganglii brachialis (Taf. XIII, Fig. 2 *c.g.brach.*) zu liegen, die die Armganglien untereinander verbindet, beide Commissuren haben etwa die gleiche Breite. Was die vordere Seitencommissur betrifft, so entspringt sie vom Innenrande des Ganglion brachiale und geht von vorn unten etwas schräg nach hinten oben. Da nun schon bekannt war (v. Jhering, S. 259), daß sie nicht nur in das Cerebrale, sondern auch mit in das Ganglion buccale superius einstrahlt, das ja bei den Decapoden durch eine selbständige Commissura brachiobuccalis mit dem Brachialganglion in Verbindung steht, so lag die Frage nahe, ob sich nicht auch hier noch die beiden Commissuren der Decapoden (Commissura cerebrobrachialis und Commissura brachiobuccalis), die ja bei den Octopoden infolge der Verschmelzung des Ganglion buccale superius mit dem Ganglion cerebrale ganz aneinandergetreten sein mußten, als zwei gesonderte Stränge erkennen ließen. v. Jhering verneint es, er sagt: »Die Commissura lateralis anterior ist nämlich bei den Octopoden nach oben hin nicht in zwei Schenkel gespalten, sondern einfach«. Dietl erwähnt nichts darüber. Bei genauem Beobachten konnte ich nun doch eine doppelte Com-

missur, analog der der Decapoden sehen. Beide Commissuren entspringen etwa in der Mitte des Brachialganglions zusammen, ein Verhalten, das übrigens HILLIG auch für *Sepia* angibt, teilen sich aber dann und lassen einen kleinen, kaum wahrnehmbaren dreieckigen Spalt zwischen sich (Taf. XIII, Fig. 2 *c.lat.ant.*). Die vordere Commissur geht in das Ganglion buccale superius, entspräche also der Commissura brachiobuccalis, die hintere (Commissura cerebrobrachialis) in den Lobus frontalis inferior. Beide sind annähernd von gleicher Stärke. Ich habe dies Verhalten zuerst bei *Octopus* gefunden, mußte aber zu diesem Zwecke die oberste feine Faserlage des Gehirns wegnehmen, dann sah ich es ebenfalls bei *Eledone*, wenn auch nicht ganz so deutlich. Die Spaltung der Schenkel ist nur sehr schwer zu sehen; wenn ich nicht danach gesucht hätte, wäre sie mir sicher entgangen. Ich will die Commissuren daher auch nicht gesondert bezeichnen, sondern nur mit dem schon früher gebräuchlichen Namen »Commissura lateralis anterior« benennen. Ich möchte aber doch auf diese Verhältnisse hingewiesen haben. — Dahingegen ist natürlich von einer Commissura cerebrobuccalis auch nicht die leiseste Spur mehr vorhanden.

Zu diesen Commissuren käme nun noch die Commissura buccalis superior inferior, die das Ganglion buccale superius mit dem Ganglion buccale inferius in Verbindung bringt. Ich kann aber auf sie, wie auch auf das Ganglion buccale inferius selbst erst später eingehen.

Das Centralnervensystem der übrigen Octopodiden *Eledone Aldrovandi*, *Octopus macropus*, *Scaeurgus tetracirrhus* und *Scaeurgus unicirrhus* soll sich nach JATTA fast gar nicht von dem eben beschriebenen unterscheiden.

b. Bolitaeniden.

Der Vollständigkeit halber will ich im Anschluß an die Octopodiden noch das Gehirn der Bolitaeniden rekapitulieren, dessen Beschreibung wir CHUN verdanken. CHUN hebt hervor, daß das dorsal gelegene Cerebralganglion breit mit dem davor gelegenen Ganglion buccale superius zusammenfließt. Ich möchte hier noch nachtragen, daß ich am Ganglion cerebrale von *Eledonella*, an demselben Exemplar, nach dem CHUN die Zeichnung 8 angefertigt hat, auch die einzelnen Lobi unterscheiden konnte, die ich bei den Octopodiden angeführt habe: einen kleinen Lobus frontalis inferior, einen auffällig

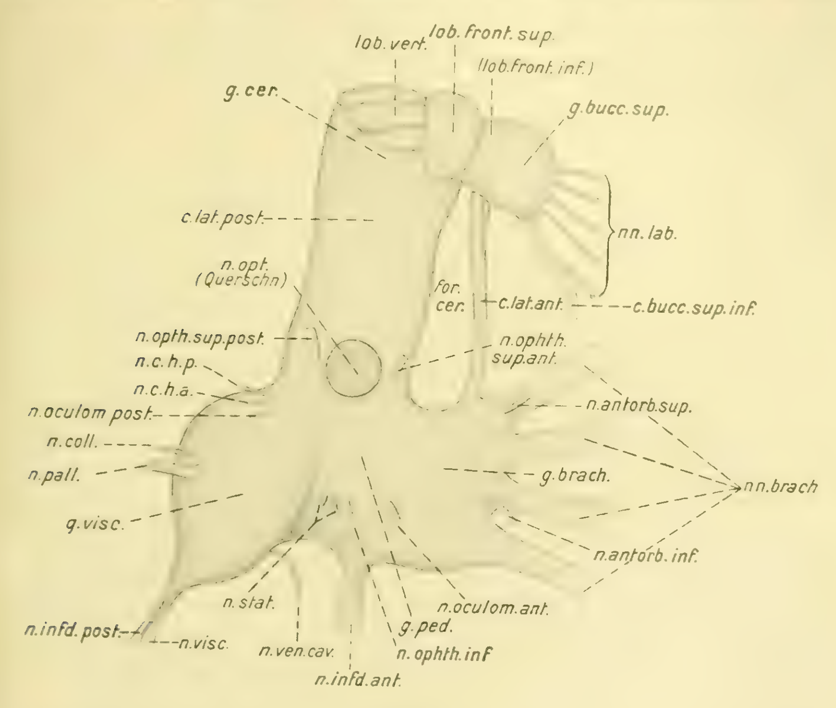
breiten Lobus frontalis superior und einen dahinter gelegenen Lobus verticalis, mit Gyri versehen, die ja auf der betreffenden Zeichnung auch angedeutet sind. Die Unterschlundmasse besteht aus einem herzförmigen Ganglion viscerale, das sich nur wenig von dem davor gelegenen Pedale abhebt, dagegen »ist das Ganglion brachiale durch eine deutliche Einschnürung von dem Fußganglion abgesetzt«. Wir kommen auf diesen Punkt später noch einmal zurück. Auffallend ist die Breite des Cerebralganglions; »es ist mindestens doppelt so breit als lang«. Diese Breite der Oberschlundmasse ist bei den Octopodiden schon erheblich zurückgegangen; ich maß hier $4^1/_2$ mm größte Breite gegenüber einer Länge von 5 mm bei *Eledone*. Direkt klein nimmt sich dagegen die Supraoesophagealportion der Philonexiden aus; wir müssen natürlich hier von den breiten Commissuren abstrahieren. Dieses Abnehmen der Breite der Oberschlundmasse von den Bolitaeniden nach den Philonexiden zu mag aber vielleicht keine ganz zufällige Erscheinung sein.

c. Philonexiden.

Im Bau des Centralnervensystems unterscheiden sich die Philonexiden in wesentlichen Punkten von den Octopodiden. Meine Untersuchungen erstrecken sich hier in der Hauptsache auf *Argonauta argo*, doch habe ich die Befunde, soweit es das Material zuließ, auch an *Ocythoe tuberculata* und *Tremoctopus violaceus* nachzuprüfen versucht. Es zeigte sich nun, daß *Argonauta* und *Ocythoe* außerordentlich im Gehirnbau einander ähneln, auch *Tremoctopus* hat einen ähnlichen Typ, doch schien er mir mehr einen Übergang zu den Octopodiden hin zu bilden. Leider stand mir hiervon nur ein einziges, nicht sonderlich gutes Exemplar zur Verfügung.

Das Gehirn der Philonexiden liegt dem Schlundkopf mit seiner Supraoesophagealmasse direkt auf, und zwar an der Stelle, wo der Oesophagus in den Pharynx übergeht, während es bei den Octopodiden weiter entfernt lag. Was an ihm sowohl bei *Argonauta* als auch bei *Ocythoe* sofort ins Auge fällt, ist die gewaltige Ausbildung der Commissurae laterales, besonders der hinteren. Von oben betrachtet zeigt das Gehirn eine beträchtliche Breite gegenüber dem von *Eledone* und *Octopus*. Das rührt aber daher, daß der Oesophagus viel stärker ist als bei den eben erwähnten Formen. Um ihn zu umspannen und Ober- und Unterschlundmasse zu verbinden, gehören natürlich viel längere Commissuren dazu. Die Supraoesophagealportion, die direkt auf dem Oesophagus liegt, nimmt sich ziemlich klein aus;

das kommt auch bei einer Seitenansicht des Gehirns gut zum Ausdruck (Textfig. 1). Sie besteht, und das ist der Hauptunterschied, von oben gesehen nicht aus vier Wülsten wie bei den Octopodiden, sondern nur aus drei. Am weitesten hinten und auf der Höhe des Gehirns liegt der Lobus verticalis; er hat eine ähnliche Gestalt wie der von *Eledone* und ist durch vier Längsfurchen in fünf deutlich sich abhebende Gyri geteilt. VAN BENEDEN deutet deren sechs an, mög-



Textfig. 1.

Das centrale Nervensystem von *Argonauta argo* von der rechten Seite. Vergr. etwa 8 : 1.

licherweise kommen Variationen vor. Ich konnte bei Octopodiden und Philonexiden immer nur fünf erkennen. JATTA hat in seinen nachgelassenen Zeichnungen von *Argonauta*, *Ocythoe* und *Tremoctopus* ebenfalls immer fünf angegeben, ebenso bei den Octopodiden. Vor dem Lobus verticalis befindet sich nun ein breiter, quergerichteter Wulst, von dem aus das Gehirn sich senkt. Er dürfte dem Lobus frontalis superior entsprechen. Hierauf verbreitert sich das Gehirn ein wenig und bildet einen Wulst von etwas größerem Umfang (Textfig. 1). Er ist nach vorn abgerundet, ohne Einbuchtung versehen, an seinem vorderen Rande entspringen die Lippennerven, an den

Ecken die Unterschlundcommissuren. Er würde also in seinem vorderen Teile dem Ganglion buccale superius homolog sein. Dagegen weist keine Furche oder Einschnürung auf einen hinter ihm liegenden Lobus frontalis inferior hin, beide sind wahrscheinlich so nahe aneinander gerückt, daß die Differenzierung unmöglich wurde. Leider existiert eine mikroskopische Untersuchung dieser Verhältnisse noch nicht, die hierüber vielleicht Aufschluß geben könnte. So kann man also am Philonexidengehirn keine Grenze zwischen Ganglion cerebrale und dem oberen Buccalganglion angeben, und man gerät hier bei der Nomenklatur in Schwierigkeiten. — Die Lobi basales sind äußerlich nicht voneinander abgegrenzt, sie gehen auch ohne markierte Grenze in die Commissura lateralis posterior über.

Die Suboesophagealmasse scheidet sich wieder scharf in zwei Portionen, in eine hintere, birnförmig gestaltete, die das Visceralganglion darstellt, und eine vordere von größerem Umfange, die aus Pedal- und Brachialganglion besteht. Nur verbreitert sich das Ganglion brachiale nach vorn nicht so sehr wie bei *Eledone*. Beide Ganglien sind auch hier so eng zusammengerückt, daß keine äußerliche Trennungslinie sich erhalten hat. Diese Konzentration der Unterschlundmasse, also namentlich der beiden vorderen Ganglien, wird von den Forschern sehr hervorgehoben. So erklärt Pelseneer auf S. 737 die Unterschlundmasse von *Argonauta* »comme présentant une condensation encore bien plus grande que Octopus«, und »Ganglions brachiaux et pédieux forment une masse unique, très courte, presque globuleuse, sans aucun brusque changement de volume ...« Jatta schreibt auf S. 42 seines Nachlasses über *Ocythoe*: »Anche nelle sezioni si riscontra una conessione maggiore, che negli altri Octopodi, fra il primo ed il secondo ganglio sottoesophageo«. Auch ich konnte diese Konzentration der Unterschlundmasse bei *Argonauta* feststellen, wenn auch nicht in dem Maße, wie dies Pelseneer in seiner schematischen Fig. 5, Planche XXXVII, die auch von Hescheler übernommen worden ist, darstellt. Die Unterschlundmasse bei *Argonauta* übertrifft immer noch die Supraoesophagealportion an Länge, wie man aus meiner nach der Natur gezeichneten Textfig. 1 ersehen kann; das beruht aber in der Hauptsache wieder darauf, daß das Visceralganglion noch ein Stück weiter nach hinten reicht, wie dies auch Jatta in seinen nachgelassenen Zeichnungen von *Ocythoe*, *Argonauta* und *Tremoctopus* zur Darstellung gebracht hat. Erst bei den Cirroteuthiden, namentlich bei *Opisthoteuthis*, ist (wie wir auch später noch sehen werden) die Konzentration der Unterschlundmasse, und das

beruht in der Hauptsache auf der des Ganglion pedale und brachiale, so weit fortgeschritten, daß Supra- und Suboesophagealportion fast dieselbe Länge besitzen. — Wenn ich hier nun noch den interessanten Befund CHUNS bringe, der bei den Bolitaeniden eine deutliche Abschnürung des Ganglion brachiale vom Ganglion pedale fand und außerdem die Unterschlundportion bedeutend länger als die Oberschlundmasse angibt, so würde sich bei den Octopoden eine kontinuierliche Reihe finden, die (in bezug auf die Konzentration der Suboesophagealportion) mit *Eledonella* an die Decapoden, besonders Myopsiden (wo ja Brachialganglion auch noch deutlich vom Pedalganglion getrennt ist, vgl. CHUN, Spirula, HILLIG, Sepia), anklingend, ausgehen und sich bis zur größtmöglichen Konzentration bei *Opisthoteuthis* steigern würde, nämlich die Reihe: Bolitaenidae -> Octopodidae (*Eledone* -> *Octopus*) -> Philonexidae (*Tremoctopus* -> *Argonauta*) -> Cirroteuthidae (*Cirroteuthis* -> *Opisthoteuthis*). Auf diese auffällige Tatsache möchte ich aber nur hingewiesen haben, ohne indes einen phylogenetischen Schluß daran knüpfen zu wollen.

Wir haben noch auf die Commissuren einzugehen, die wir oben schon erwähnten. Die Commissura lateralis posterior fällt durch ihre Länge auf, auch hat sie eine ziemliche Breite. Sie zieht aus dem Cerebralganglion entspringend etwas schräg von vorn oben nach hinten unten und tritt hier mit dem Ganglion viscerale und pedale etwa zu gleichen Teilen in Verbindung. Am Übergang der Commissur in die Unterschlundportion tritt der Opticus mit kreisförmigem Querschnitt aus. Sein Durchmesser nimmt sich gegenüber der großen Commissur recht klein aus, besonders fällt dies auf, wenn man ihn mit den gewaltigen Opticusquerschnitten bei *Cirroteuthis* und *Opisthoteuthis* vergleicht. Vor und hinter ihm entspringt der Ophthalmicus superior anterior und Ophthalmicus superior posterior aus der Commissur, während im Cerebrale gar keine Nerven wurzeln. Das läßt dasselbe für die Octopodiden vermuten, wo man das ja infolge der Kürze der Commissur nicht mit Sicherheit erkennen kann. Den Nerven *d*, den VAN BENEDEN auf Planche I, Fig. IV angibt, kann ich mir nicht erklären, er hat (nach der Zeichnung wenigstens) die Lage, wo das Band abgeht, welches das Gehirn an der Schädelkapsel befestigt. Nach der Beschreibung sah er ihn nach hinten verlaufen, um sich auf dem Nacken zu verlieren. — Zwischen beiden Commissuren bleibt ein langgestrecktes, dreieckiges Foramen cerebri frei, durch das Gefäße hindurchgehen.

Die Commissura lateralis anterior ist ebenfalls sehr lang, aber ziem-

lich dünn. Sie entspringt aus dem vordersten Ganglion der Oberschlundmasse, ungefähr an der Stelle, wo sonst Lobus frontalis inferior und Ganglion buccale superius sich abgrenzen, und geht zu beiden Seiten des Oesophagus an die Innenseite des Brachialganglions. Von ihr spaltet sich oben ein dünner Schenkel ab, von dem ich erst vermutete, daß er die Commissura ganglii brachialis darstellte, und den ich auf der Zeichnung (Textfig. 1) nur angedeutet habe. Ich konnte aber dann bei den beiden Exemplaren, die ich untersuchte, diese Commissur nicht mit Sicherheit feststellen. Das ist umso auffallender, als ich bei *Ocythoe tuberculata* eine lange, wenn auch sehr dünne Commissura ganglii brachialis über den Oesophagus wegziehen sah. und auch bei *Tremoctopus violaceus* eine gefunden zu haben glaube, die sich eigentümlicherweise in der Mitte noch einmal spaltete. (Leider ließ mich mein Material hier im Stich.) Diese Commissur ist aber bei den Philonexiden, wenn sie überhaupt da ist, ziemlich fein, und es dürfte daher eine mikroskopische Untersuchung dieser Verhältnisse einmal am Platze sein. Leider erwähnt auch Jatta in seinem Nachlaß diese Commissur bei sämtlichen drei Philonexiden mit keiner Silbe.

Es scheint hier am Platze zu sein, noch mit einigen Worten auf diese interessante Commissur einzugehen, der allerdings Pelseneer keine besondere Bedeutung beimißt, indem er sie nur als »une conséquence de l'extension des ganglions brachiaux vers la face dorsale« auffaßt. — Zunächst nur bei *Eledone* und *Octopus* bekannt, wurde sie durch die neueren Untersuchungen sowohl von Meyer bei *Opisthoteuthis*, als auch von Chun bei *Eledonella* nachgewiesen, so daß es den Anschein hatte, als ob sie ein typischer Bestandteil des Octopodengehirns wäre, während sie ja den Decapoden gänzlich fehlt. Leider konnte ich ihr Vorhandensein nicht lückenlos und mit Sicherheit für alle Philonexiden feststellen, und auch bei der Präparation von *Cirroteuthis* wurde bisher noch keine derartige Commissur gefunden, obwohl sie *Opisthoteuthis*, der nächste Verwandte, wieder besitzt. Doch gebe ich den Befund bei *Cirroteuthis* nur mit Vorbehalt wieder, die weiteren Untersuchungen darüber werden wohl hier den Sachverhalt unzweideutig feststellen. — Und so muß denn späteren, namentlich mikroskopischen Untersuchungen überlassen werden, die volle Klarheit über die Existenz dieser interessanten Commissur bei den Octopoden zu erbringen.

Beim Centralnervensystem von *Ocythoe tuberculata* brauche ich mich nicht aufzuhalten, da es, wie schon oben erwähnt, Punkt für

Punkt mit dem von *Argonauta* übereinstimmt. In Jattas Nachlaß finden wir eine etwas eingehendere Beschreibung, er macht namentlich wieder auf die gewaltigen Commissurae laterales aufmerksam, die die von *Argonauta* sogar noch an Größe übertreffen sollen.

Dagegen schien mir das Gehirn von *Tremoctopus violaceus* bei dem einzigen alten Spiritusexemplar, das mir zur Verfügung stand, doch in einigen Punkten von dem der beiden vorhergehenden Formen abzuweichen, so daß ich es für notwendig erachte, wenigstens einmal darauf hinzuweisen, besonders da wir über das Nervensystem und die innere Anatomie dieser seltenen Form so wenig unterrichtet sind. Schon bei der Präparation von oben fällt die Ähnlichkeit des Gehirns mit dem von *Eledone* und *Octopus* auf. Die Oberschlundmasse ist größer als bei den Argonautiden und bildet wie dort einen ziemlich scharfen Winkel, sie fällt stark nach vorn ab, während sie bei *Argonauta* und *Ocythoe* mehr in einer Ebene liegt. Der Lobus verticalis ist in fünf Gyri geteilt, davor befindet sich ein großer und schön entwickelter Lobus frontalis superior, der noch auf der Höhe des Gehirns liegt. Die Commissurae laterales waren bei diesem Tier wesentlich kürzer als bei *Argonauta* und *Ocythoe*, was an die Octopodiden erinnert; dagegen war keine Trennung des Lobus frontalis inferior vom Ganglion buccale superius zu sehen, und hierin nähert sich das Gehirn wieder dem der Argonautiden. Die Unterschlundportion glich ebenfalls der von *Argonauta*. Ich hatte den Eindruck, als ob das Gehirn von *Tremoctopus* einen Übergang zwischen Octopodiden und Argonautiden darstellte; vielleicht kann dieser Punkt, wenn er sich bei späteren Untersuchungen als richtig erweisen sollte, einmal bei der Klassifikation in Betracht kommen. Die meisten Forscher fassen ja *Argonauta*, *Ocythoe* und *Tremoctopus* unter die eine Familie der Philonexiden zusammen, während Jatta (1896) Argonautidae (zu denen *Argonauta* und *Ocythoe* gehört) und Philonexidae (*Tremoctopus*) unterscheidet und als zwei gesonderte Familien bespricht (wie mir scheint, nicht ganz mit Unrecht). Allerdings erwähnt Jatta in seinem kurzen Bericht über *Tremoctopus* (Nachlaß S. 45) nichts über derartige Verhältnisse, wie sie mir aufgefallen sind.

d. Cirroteuthiden.

Zum Schluß will ich noch kurz das Centralnervensystem der Cirroteuthiden streifen, einiges wurde ja schon erwähnt; ich muß in der Hauptsache aber hier auf die in Betracht kommende Monographie (Meyer) und die in Bearbeitung sich befindende (Ebersbach) hin-

weisen. Die Gehirne beider Tiere zeichnen sich durch die größtmögliche Konzentration aus, die überhaupt bei den Cephalopoden vorkommt. An der Supraoesophagealportion unterscheidet MEYER nur ein Cerebrale und einen Lobus suprapharyngealis (= Ganglion buccale superius), während die einzelnen Lobi nicht zu erkennen sein sollen. Vielleicht hat es an der Konservierung des Materials gelegen (an manchen Exemplaren konnte auch ich eine Differenzierung des Cerebrale nur schwer erkennen). Wenn es sich aber tatsächlich so verhalten sollte, dann wäre *Opisthoteuthis* der einzige Vertreter der Octopoden, dessen Cerebralganglion nicht differenziert wäre, denn bei *Cirroteuthis* waren Lobus verticalis, Lobus frontalis superior sowie inferior ganz deutlich zu erkennen, sogar eine Gyrifikation des Lobus verticalis markierte sich in weißen und grauen Strichen. Scharf war auch das Ganglion buccale superius abgesetzt. Ich vermute dasselbe bei *Opisthoteuthis*, zumal da, wie MEYER selbst angibt, das Material nicht genügend erhalten war. — Die Suboesophagealportion ist (wenigstens bei *Opisthoteuthis*) aufs äußerste konzentriert; das Pedalganglion am kleinsten, das Visceralganglion abgesetzt und herzförmig gestaltet (dasselbe geben auch REINHARDT und PROSCH für *Cirroteuthis* an), also genau wie bei den übrigen Octopoden. Die Seitencommissuren sind ziemlich kurz, aus der hinteren entspringt der gewaltige Nervus opticus, dessen Querschnitt bei *Cirroteuthis* kreisrund, bei *Opisthoteuthis* rechteckig ist. Daß eine Commissura ganglii brachialis bei *Opisthoteuthis* vorhanden ist, bei *Cirroteuthis* bisher aber noch nicht nachgewiesen werden konnte, wurde schon früher erwähnt. — Das ganze Gehirn liegt dem Schlundkopf direkt auf. — Über die Commissurae buccales superiores inferiores und das Ganglion buccale inferior später.

II. Das periphere Nervensystem.

a. Nerven des Ganglion cerebrale.

1. Nervus opticus.

Aus dem Lobus basalis des Ganglion cerebrale und aus der Commissura lateralis posterior entspringt der Nervus opticus (Taf. XIII, Fig. 1, 2 *n.opt.*), der Pedunculus ganglii optici, wie ihn STIEDA genannt hat, als ein kurzer, sehr starker Nerv, der etwas nach vorn außen gerichtet ist und bald in das Ganglion opticum übergeht. Nachdem er den hier ziemlich starken Knorpel, der die Scheidewand zwischen Gehirn und Augenganglion bildet, durchbrochen hat, schwillt er kegelförmig an und verdickt sich stark. Auf seiner Dorsalseite hat er eine typisch wiederkehrende wulstförmige Erhebung (crista pedunculi) auf-

zuweisen, die in Form einer etwas gebogenen, langgezogenen Leiste von dem vorderen Winkel des Augenganglions nach hinten und etwas nach außen nach dem Ganglion pedunculi zu verläuft. Auf einigen der beigegebenen Photographien (Taf. XIV, Fig. 3, 7) läßt sie sich deutlich erkennen, auf Taf. XIII, Fig. 1 (*cr.pedunc.*) habe ich sie, wie es das Präparat zeigte, eingezeichnet. Die Crista pedunculi scheint den Decapoden zu fehlen, weder CHUN noch RICHTER noch HILLIG tun ihrer Erwähnung. Auch in der übrigen Decapodenliteratur, soweit ich sie übersehe, ist von ihr keine Rede. Warum ich mich des längeren bei ihr aufhalte, wird das Folgende erkennen lassen.

In seinem weiteren Verlauf geht der Opticusstiel, durch eine tiefe, von vorn nach hinten gerichtete Spalte begrenzt, sofort in das Ganglion über. Auf der Ventralseite ist er einförmig konvex gestaltet; auch hier grenzt er sich mit einer gebogenen Furche scharf ab, bevor er in dem Ganglion verschwindet. Dem Winkel, den die oben erwähnte Spalte mit dem hinteren Horn des Augenganglions bildet, schmiegt sich auf der Dorsalseite des verbreiterten Opticus ein kugeliges, bei *Eledone* schon mehr elliptisch gestaltetes, etwa stecknadelkopfgroßes Knötchen an, das Ganglion pedunculi (Taf. XIII, Fig. 1 *g.pedunc.*, Taf. XIV, Fig. 3, 4, 7), früher fälschlich Ganglion olfactorium genannt. Von den Physiologen wird es als Colorationsganglion bezeichnet (vgl. BAUER). Bei *Octopus* gewöhnlich etwas kleiner als bei *Eledone*, ist es mit seiner Unterseite dem Tractus opticus angeheftet, doch läßt es sich ziemlich leicht von seiner Unterlage abheben. Wie LENHOSSEK (1896, S. 79) angibt, »hat es mit dem Ganglion opticum keinen eigentlichen, organischen Zusammenhang; vielmehr ist es gegen den Hilus des Sehlappens hin durch eine bindegewebige Zwischenschicht getrennt«.

Einen höchst merkwürdigen Befund bringt uns nun JATTA (1887) in seiner Arbeit: Sopra il cosi detto ganglio olfattivo dei cefalopodi. Er sagt da auf der zweiten Seite: »Ordinariamente si presentano come due tubercoli tondeggianti, divisi da una strozzatura più o meno profonda in due parti, di cui una è adossata al peduncolo ottico e l'altra è attacata alla prima. — Questi tubercoli sono più rilevati negli Octopodi che nei Decapodi, e nei primi è anche più distinta la divisione in due parti«. Auch bei *Argonauta argo* sollen die Tuberkeln in zwei Teile geteilt sein und besonders schön bei *Philonexis catenulatus* (jedenfalls *Ocythoe tuberculata*). Mir selbst ist eine derartige Zweiteilung des Ganglion pedunculi niemals aufgefallen, weder bei *Eledone* und *Octopus*, noch bei *Argonauta*; auch die einschlägigen Arbeiten

von LENHOSSEK und KOPSCH, die sich mit dem Ganglion pedunculi von *Eledone* befassen, wissen nichts davon. Ebensowenig haben VAN BENEDEN bei *Argonauta* und CHUN bei den Bolitaeniden eine derartige Beobachtung gemacht. In der Octopodenliteratur ist dieser Fall kein zweitesmal beschrieben worden. Ich kann mir JATTAS Beobachtung nur so erklären, daß er die oben von mir erwähnte Crista pedunculi für den einen Teil des Ganglion pedunculi hält (»di cui una è addosata al peduncolo ottico«), das eigentliche Ganglion aber für den andern (»l'altra è attacata alla prima«). — Nach seiner Beschreibung kann man das annehmen. Das findet seine Stütze auch darin, daß nach ihm bei den Decapoden, wo die Crista ja fehlt, auch das Ganglion einfach sein soll. Keinem der bisherigen Beobachter ist aber je in den Sinn gekommen, die Crista pedunculi (bisher ist sie, soviel ich weiß, noch gar nicht beschrieben worden) als einen Teil des Ganglion pedunculi aufzufassen; darauf paßt auch der Vergleich mit einem Stecknadelkopf nicht, wie er sich in der Literatur immer findet. — Eigentümlicherweise ist trotz JATTAS Beschreibung auf der von BAUER (S. 175) veröffentlichten Abbildung Fig. 10 (Übersichtsbild über das Nervensystem von *Eledone moschata* [?]) — wir kommen später noch einmal darauf zurück — nur ein einziges, ungegliedertes Ganglion pedunculi zu sehen; dagegen hat JATTA auf seinen nachgelassenen Philonexidenzeichnungen dieselben deutlich abgebildet. Ein Blick auf die von mir beigefügten Photographien (Taf. XIV, Fig. 3, 4, 7, vgl. auch die Fig. 8, 9 von *Argonauta*) wird die JATTAschen Angaben zum mindesten zweifelhaft erscheinen lassen.

Das eigentliche Ganglion opticum (Taf. XIII, Fig. 1 *g.opt.*, Taf. XIV, Fig. 3, 7) hat die Form einer Bohne oder Niere, in ihren Hilus dringt der Nervus opticus ein. Es ist bedeutend größer als das Gehirn, erstreckt sich vorn ein kleines Stück über das Ganglion buccale superius hinaus und reicht hinten etwa bis zum hinteren Rand des Cerebralganglions. Beide Augenganglien liegen nicht ganz in der Horizontalebene, sondern sind etwas nach außen unten geneigt, so daß der Hilus medial und etwas nach oben, die Konvexität lateral und etwas nach unten gerichtet ist. Die Längsachse des Ganglions bildet mit der Mittellinie des Tieres einen Winkel von 10—15°, die Konvergenz der Ganglien nach vorn ist also nicht so stark wie bei *Sepia*, und von einem Zusammendrücken des Gehirns durch die Augenganglien ist hier keine Rede.

Das Ganglion, das bei Tieren dieser Größe eine Länge von etwa 7 mm und eine Breite von $3^1/_2$ mm besitzt, weist dorsal in der

Mitte eine flache, muldenförmige Einsenkung auf, die sich nach innen öffnet. Dort eben bildet die oben erwähnte Querspalte die Grenze für den Nervus opticus. Auf der Ventralseite dagegen ist das Ganglion in jeder Richtung einförmig konvex, jedoch viel stärker gewölbt als auf der Dorsalseite. Eine Einbuchtung an der konvexen Außenseite des Ganglions, auf die Kopsch (1899) aufmerksam macht, ist hier nicht auffallend.

Was dem Augenganglion nun vor allem seine charakteristische Gestalt verleiht, sind die in großer Zahl aus ihm austretenden Nervi retinae. Sie entspringen von seiner ganzen Oberfläche mit Ausnahme des Hilus und »verlaufen«, wie Kopsch sagt, »in straffer Spannung zum Auge«. Diejenigen Fasern nun, die von der Ober- und Unterseite des Ganglions ausgehend die äußerste Lage bilden, stellen kräftige, bandförmige Nerven dar, während zwischen diesen beiden Schichten mehr vom Außenrande desselben feine, dünne Nervchen ihren Ursprung nehmen. Beiderlei Arten von Nerven vereinigen sich zu Bündeln, bevor sie ins Auge eindringen. Die Bündel, die vom vorderen Drittel des Ganglions ausgehen, ziehen schräg nach vorn außen, es sind die stärksten und längsten des Ganglions; — die des mittleren, die am kürzesten und schwächer sind, sind ebenfalls nach außen und ganz wenig nach vorn gerichtet; die hinteren, die wieder stärker, länger und etwas gekrümmt sind, haben einen gerade nach außen gerichteten Verlauf. Auf diese Weise wird das Ganglion opticum mit schön geschwungenen, flügelförmigen Fortsätzen versehen, die sich namentlich vorn weit über das eigentliche Ganglion hinaus erstrecken. So zeigt das Ganglion mit seinen Fasern etwa die Form eines Trapezes: die Fasern breiten sich über ein Gebiet von 10 mm Länge und 6 bis 7 mm Breite aus. Alle die Nervuli retinae strahlen auf die Fläche des Auges aus, die starken vorderen und hinteren innervieren die Randpartie der Retina. Bevor aber die Fasern ins Auge eindringen, kreuzen sie sich auch bei den Octopoden »wie die Finger gefalteter Hände«. Diese Kreuzung ist namentlich hinten sehr schön zu sehen, wo besonders lange und breite Fasern bogenförmig an den Bulbus herantreten (Taf. XIV, Fig. 3). Die Durchkreuzung der Faserbündel findet in einer gebogenen Linie statt, die nicht überall gleich weit vom Bulbus entfernt ist (vorn und hinten weiter als in der Mitte). Je ein Bündel der Oberseite kreuzt sich mit einem der Unterseite und dringt $^{1}/_{2}$—1 mm nach der Kreuzung durch die Argentea interna in den Bulbus ein. Diese Bündel treten in mehreren Reihen untereinander in die Retina ein, es sind ungefähr vier bis fünf solcher Reihen vorhanden.

Es scheint nun, wie schon Hillig beschrieben hat, als ob die vordersten und hintersten Bündel des Ganglions sich nicht kreuzten. Es vereinigen sich nämlich mehrere der vordersten breiten, bandförmigen Nerven, die alle am innersten Rande des Augenganglions von oben und unten entspringen, indem sie untereinander auch Anastomosen bilden und sich fest aneinanderlegen, zu einem sehr starken Bündel, dem stärksten des ganzen Ganglions. Die Fasern sind hier fest miteinander verwachsen. Aber dieser starke Nerv teilt sich, bevor er in den Bulbus an dessen vorderster Stelle eintritt, wieder in einige weniger starke Äste. Und dies macht es wahrscheinlich, daß auch an dieser Randpartie noch eine Kreuzung der Fasern vorliegt. Ähnlich wird es sich auch bei dem hintersten Bündel, das von der Hinterseite des Ganglions seinen Ursprung nimmt und direkt in den Bulbus zu gehen scheint, verhalten. — Die Zahl der Retinanerven, die nach Hillig bei *Sepia* gegen 200 betragen soll, kann ich nicht genau angeben, doch sind es meiner Schätzung nach bei *Eledone* bedeutend mehr.

Das Ganglion opticum von *Octopus vulgaris* zeigt nun insofern eine Verschiedenheit von dem von *Eledone moschata*, als hier die schönen, flügelförmigen Fortsätze, die das von *Eledone* auszeichnen, fehlen, und alle Fasern direkt lateralwärts sich an das Auge begeben. Taf. XIV, Fig. 4 wird dieses zur Anschauung bringen. Betrachten wir daraufhin einmal die schon vielfach erwähnte Jattasche Übersichtszeichnung des Nervensystems von *Eledone moschata* (?) (Bauer, S. 175, v. Uexkuell, Taf. VII, Fig. 3), so finden wir hier das eben beschriebene Opticusganglion von *Octopus vulgaris* genau dargestellt, auch die Form des Hilus, des Ganglion pedunculi, des Unterschlundganglions, der Stellarganglien (vgl. die beiden Photographien Taf. XIV, Fig. 5 und 6) und die Anwesenheit einer Visceralcommissur (!) stimmen vollkommen für *Octopus vulgaris*. Ich möchte das nur nebenbei bemerken und eventuell richtigstellen.

Der Nervus opticus von *Argonauta argo* (Textfig. 1, Taf. XIV, Fig. 8) unterscheidet sich nicht allzusehr von dem der Octopodiden. Er entspringt aus dem untersten Abschnitt der Commissura lateralis posterior, etwa in der Mitte, sein Querschnitt ist drehrund und noch etwas kleiner als bei *Eledone*, der Stiel selbst etwas länger als bei der eben erwähnten Form. Eine Crista pedunculi ist auch hier vorhanden, dahinter befindet sich ein schönes, reichlich stecknadelkopfgroßes Ganglion pedunculi. Eine derartige Krümmung, wie sie van Beneden auf Planche 4 eingezeichnet hat, und die auf uns etwas befremdlich wirkt, existiert nicht, doch läßt die eben erwähnte Hervorwulstung

des Opticus einen ähnlichen Eindruck schon hervorrufen. — Das Augenganglion selbst ist wieder bedeutend größer als das Gehirn, auch in seiner Form etwas von der der beschriebenen Art abweichend (Taf. XIV, Fig. 8 und 9), wie überhaupt jede Gattung kleine Differenzen im morphologischen Bau desselben aufweist. Sie fallen nicht allzusehr ins Gewicht.

Ziemlich lang erschienen mir die Opticusstiele bei *Ocythoe tuberculata*, das stimmt auch mit JATTAS Nachlaß überein. Das Augenganglion dieser Species ähnelt ganz dem von *Argonauta*; das große Ganglion pedunculi sitzt weit distalwärts auf dem Stiel, der ebenfalls einen Querwulst aufweist.

Bei den Cirroteuthiden ist die Stärke des Opticusstieles wieder charakteristisch. Beide Formen übertreffen hierin sämtliche andern Octopoden, auch die Kürze desselben ist auffallend. Ein Ganglion pedunculi fehlt sowohl bei *Cirroteuthis*, als auch bei *Opisthoteuthis*. Sehr richtig sagt MEYER auf S. 259: »Sein Fehlen kann nicht auffallen, da wir wissen, daß es (Ganglion pedunculi) in nächster Beziehung zum Farbenwechsel steht, und wir bei *Opisthoteuthis* in der Oberhaut die Chromatophoren vermissen.« Dasselbe würde auch für *Cirroteuthis* gelten. Das Ganglion opticum ist nach REINHARDT und PROSCH bei *Cirroteuthis* eiförmig, bei *Opisthoteuthis* hat es dagegen wieder nierenförmige Gestalt. Außerdem steht es bei letzterem »senkrecht zu der Richtung des Oesophagus, als ein Ausdruck der Verlagerung der einzelnen Körperteile, während bei *Octopus* der längere Durchmesser des Ganglions dem Oesophagus parallel liegt«.

Für die Bolitaeniden hebt CHUN die auffällige Verlängerung des Nervus opticus namentlich bei *Eledonella pygmaea* hervor, bedingt durch das weite Auseinanderstehen der relativ kleinen Augen. Bei *Bolitaena* ist der Augennerv schon wieder etwas kürzer, an seinem distalen Ende tritt das Ganglion pedunculi in Berührung mit dem Ganglion opticum, wie dies auch bei den übrigen Octopoden der Fall ist. Auffallend ist dagegen nach CHUNS Fig. 8 die abweichende Lage des Ganglion pedunculi bei *Eledonella*, das dem Opticusstiel etwa in seiner Mitte anliegt; dieses Verhalten, von dem ich mich selbst überzeugen konnte, scheint durch die hier einzigartige Verlängerung des Opticus bedingt zu sein.

2. Nervus olfactorius.

Der Geruchsnerv (Taf. XIII, Fig. 1, 2 und Textfig. 8 *n.olf.*) ist ein sehr feiner Nerv, sein Durchmesser wird $^1/_{10}$ bis $^1/_5$ mm betragen,

aber trotzdem ist er ganz gut mit bloßem Auge zu sehen und gar nicht schwer zu finden. Er entspringt aus dem hinteren Rande des Opticusstieles, direkt unter dem Ganglion pedunculi, zu dem er aber in keiner Beziehung steht. Er wird also zunächst von diesem Ganglion und dem hinteren Flügel des Sehganglions bedeckt, läuft dann an der hinteren, inneren Wand der Augenkapsel, zwischen ihr und dem »weißen Körper« hin, biegt mit ihr nach außen um und durchbricht den Knorpel schief nach hinten außen an der Stelle, wo der große hintere Augenmuskel entspringt. Er läuft auf dieser Strecke parallel mit dem etwas über ihm hinziehenden Nervus oculomotorius posterior, der ja diesen Muskel innerviert. Außerhalb der Kapsel zieht der Olfactorius dann im Bindegewebe ziemlich gerade nach außen und etwas nach unten über dem dünnen Musculus bulbucollaris hin, der vom Augenbulbus nach der Leberkapsel verstreicht, und verschwindet schließlich mit einem Blutgefäß, das ihm parallel zieht, in der knopfförmigen Anschwellung des Geruchsorgans, das sich in dem Winkel, wo der Mantel sich am Halse festsetzt, befindet. In seinem ganzen Verlaufe bleibt dieser Nerv gleichmäßig stark.

Nach Chéron soll der Olfactorius bei seinem Eintritt in das Geruchsorgan zu einem »Ganglion terminal« aufschwellen, von dem zahlreiche feine Nerven ausgehen und die Geruchsgrube innervieren sollen. Er gibt von diesem Verhalten auf Planche I, Fig. 6 auch eine Abbildung. Ich konnte mich von der Richtigkeit dieser Behauptung Chérons nicht überzeugen, es läßt sich weder eine ganglionäre Anschwellung, noch eine makroskopisch sichtbare Nervenaufzweigung am Ende des Olfactorius nachweisen. Das merkliche Anschwellen des Geruchsnerven bis zu seiner Endigung im Geruchstuberkel, welches Chun für *Chiroteuthis* beschreibt, darf man immer noch nicht mit dem Befund Chérons identifizieren. Zudem kommt, daß Watkinson (1908) im Verlaufe des Nervus olfactorius keine Ganglienzellen gefunden hat; dagegen ist eine Stelle auf S. 389 interessant, wo sie sagt: »Bei *Octopus* und besonders bei *Eledone* erhebt sich die Stelle des Eintritts des Hauptnervenstammes in das Epithel oftmals wie ein hoher Wulst, welcher aus Nervenstamm, Blutgefäßen und Epithel besteht.« Ein Längsschnitt durch das Geruchsorgan von *Octopus defilippii* (Fig. 31) erläutert dieses Verhalten. Vielleicht läßt sich auch Chérons Befund auf diese Weise erklären.

Bei *Ocythoe tuberculata* hat der Nervus olfactorius nach Watkinson denselben Verlauf wie bei *Eledone*. Ihre Fig. 25 ist aber insofern nicht ganz korrekt, als auch hier der Nerv direkt unter dem

Ganglion pedunculi entspringt, also an seinem Ursprung von ihm bedeckt wird.

Einen Geruchsnerven finden wir in VAN BENEDENS Beschreibung von *Argonauta argo* nicht erwähnt. Das ist nicht gerade verwunderlich, da er bei dieser Form außerordentlich dünn ist. Jedoch scheinen hier etwas abweichende Verhältnisse vorzuliegen, wie ja auch die Form des Geruchsorgans bei *Argonauta* eine andre ist. Der Olfactorius entspringt hier aus dem Opticusstiel, direkt unter dem medialen Rande des Ganglion pedunculi, zieht unbedeckt vom Augenganglion am inneren Rande der Augenkapsel hin und durchbricht sie an derselben Stelle wie bei *Eledone*. Von da an hat er einen eigentümlichen Verlauf. Er zieht nach hinten außen auf dem äußeren Blatt des Musculus collaris entlang, direkt unter der Haut, so daß man ihn durch sie hindurchschimmern sieht und endigt dort plötzlich ganz oberflächlich mit einer kleinen Anschwellung. Von da aus war er schlechterdings nicht weiter zu verfolgen. Leider gibt uns auch WATKINSON darüber keine Erklärung, und so muß ich mich denn begnügen, auf diesen aberranten Fall nur hinzuweisen.

Bei *Tremoctopus violaceus* fiel mir die eigentümliche Beschaffenheit des Ganglion pedunculi auf, welches in medial-lateraler Richtung zusammengedrückt war, und aus dem der Olfactorius zu entspringen schien. Sonst hatte es die gewöhnliche Größe und Lage. Das erstere kann eine Folge der Konservierung gewesen sein, das letztere erwies sich bei genauerer Beobachtung als falsch, auch hier mündet der Geruchsnerv medial vom Tuberkel in den hinteren Rand des Opticusstieles.

Damit aber kommen wir nochmals auf die alte Streitfrage zurück, ob der Olfactorius seine Fasern aus dem Ganglion pedunculi beziehe, welches in jedem Falle identisch ist mit dem sog. Ganglion olfactorium der früheren Autoren. WATKINSON und JATTA bestreiten dies auf Grund ihrer mikroskopischen Untersuchungen aufs entschiedenste, letzterer will den Ursprung des Nerven im Lobus frontalis superior gefunden haben. Ich kann hier nur nach dem makroskopischen Befunde urteilen. Danach erscheint es aber als vollkommen ausgeschlossen, daß der Geruchsnerv in irgendwelcher Beziehung zum Ganglion pedunculi stände. Gerade die neuesten Untersuchungen von HILLIG und RICHTER, die nur auf der Präparation beruhen, haben sowohl für Myopsiden als auch für Oegopsiden gezeigt, daß der Olfactorius in den Opticusstiel einmündet, sei es nun auf der Ventralseite, oder, wie ich es bei sämtlichen von mir untersuchten Octopoden

gefunden habe, auf der Hinterseite desselben; sehr oft in unmittelbarer Nähe des Ganglion pedunculi, nie aber aus demselben. Ja, bei den Bolitaeniden entspringt er sogar aus dem Ganglion pedale, wie CHUN unzweideutig nachgewiesen hat, und da muß es direkt als aussichtslos erscheinen, wenn man seine Fasern in ein Ganglion pedunculi verfolgen will, welches einen derartigen Abstand vom Gehirn hat wie das von *Eledonella*. Ganz abgesehen davon, daß *Cirroteuthis* und *Opisthoteuthis* überhaupt kein Ganglion pedunculi besitzen, aus dem er seinen Ursprung nehmen könnte. Damit dürfte sich dieser Punkt wohl für immer erledigt haben.

Der Geruchsnerv von *Opisthoteuthis* hat einen ähnlichen Verlauf wie der der Octopodiden. »Sein Ursprung ist beinahe auf die Unterschlundmasse verlegt«, sagt MEYER, er rechnet ihn aber trotzdem noch zur Oberschlundmasse. Die späteren Arbeiten haben gezeigt, daß seine Annahme gar nicht so gewagt war, auch bei *Cirroteuthis* ist er herumgerückt und mündet direkt unter dem Opticusstiel, bei den Bolitaeniden kommt er sogar aus dem Ganglion pedale, worauf schon oben hingedeutet wurde. Bei den letzteren schildert CHUN noch eine Zweiteilung des Nerven in einen stärkeren motorischen und einen feineren sensiblen Ast. Ein derartiges Verhalten konnte ich für die Octopodiden nicht nachweisen.

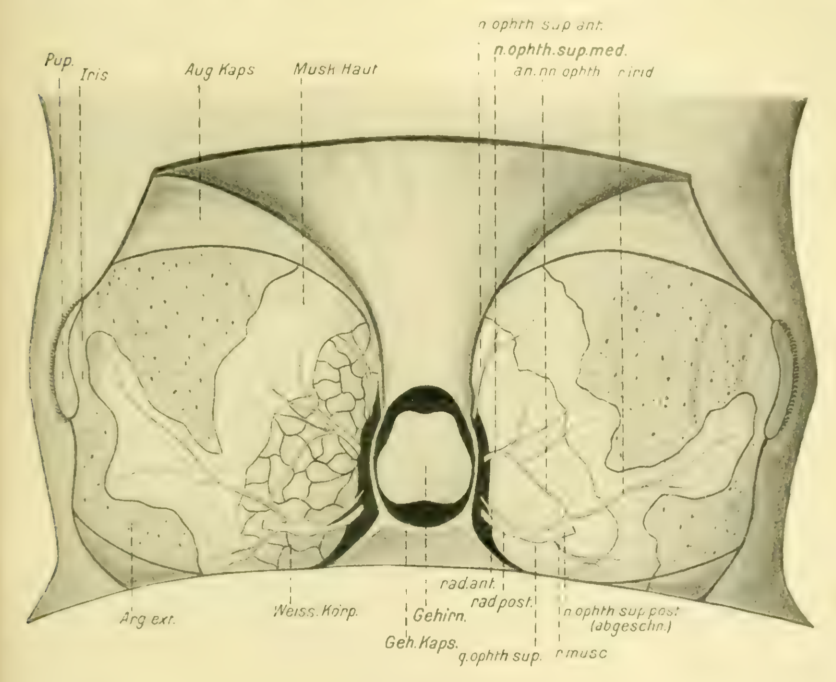
3. Nervi ophthalmici superiores.

Wir unterscheiden bei *Eledone* und *Octopus* drei Paare Nervi ophthalmici superiores (Taf. XIII, Fig. 1, 2, Taf. XIV, Fig. 7 und Textfig. 2, 3), die aus der Supraoesophagealportion ihren Ursprung nehmen. Erst nachdem wir den Verlauf der einzelnen Nerven kennengelernt haben, wollen wir sie in ihrer Gesamtheit noch einmal betrachten.

a) Nervus ophthalmicus superior posterior.

Der Nervus ophthalmicus superior posterior (Textfig. 2, 3 *n.ophth. sup.post.*) ist der stärkste der drei Ophthalmici superiores und entspringt gewöhnlich mit zwei Wurzeln aus dem Ganglion cerebrale, man könnte vielleicht auch sagen, aus der Commissura lateralis posterior. Die hintere Wurzel (radix posterior) ist bedeutend stärker als die vordere und nimmt ihren Ursprung direkt hinter dem Opticusstiel, sie ist breit bandförmig gestaltet. Die vordere Wurzel (radix anterior) dagegen ist ziemlich dünn und verläßt das Gehirn in den meisten Fällen mit den beiden vorderen Ophthalmici superiores, also

direkt vor dem Opticus. Doch habe ich auch hin und wieder beobachtet, daß sie isoliert von den übrigen etwas weiter hinten über dem Ursprung des Sehnerven aus dem Cerebrale entspringt. Beide Wurzeln verlaufen noch ein kleines Stück innerhalb der Knorpelkapsel des Gehirns, so daß man sie, wenn man das Dach dieser Kapsel abgehoben hat, verfolgen kann, und durchbrechen dann den Knorpel in Kanälen schräg nach außen oben. Sie steigen zunächst senkrecht



Textfig. 2.

Nervi ophthalmici superiores von *Eledone moschata* von dorsal. (Augen- und Gehirnkapsel sowie Hüllhäute des Bulbus zum Teil weggenommen.) Vergr. etwa 3 : 1.

nach oben dem »weißen Körper« angelagert, der von einer feinen, bindegewebigen Haut überzogen wird, und biegen dann in die horizontale Richtung nach außen um. An dieser Stelle vereinigen sich beide Wurzeln und bilden ein Ganglion, das länglich-oval gestaltet ist und etwa die Form eines Weizenkorns hat. Es ist das Ganglion ophthalmicum superius (Textfig. 2)[1]. Beim Eintritt in das Ganglion konnte ich einige Male sogar noch eine dritte, sehr feine Wurzel

[1] Bei *Octopus* fand ich das Ganglion noch in die hintere Wurzel eingeschlossen, erst dann vereinigen sich beide Wurzeln. Der gleich zu besprechende Ramus iridicus aber entsprang auch hier aus dem Ganglion.

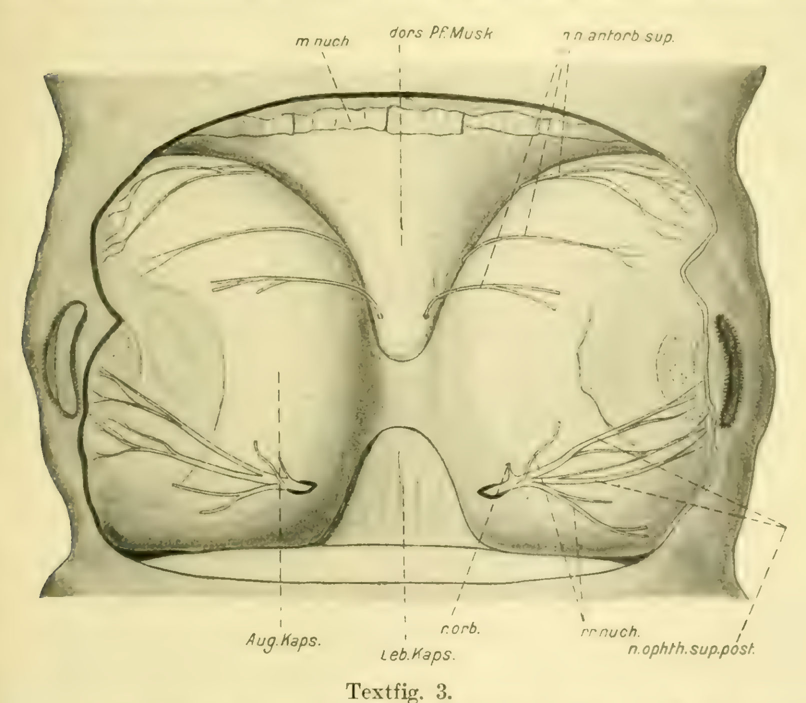
beobachten, die noch vor der vorderen Wurzel gelegen war und mit ihr das Ganglion erreichte.

Das Ganglion ophthalmicum superius gibt nun vom lateralen Ende seines Vorderrandes, dort, wo es in den Nerven übergeht, einen sehr dünnen Nervenzweig ab, den ich konstant immer wieder gefunden habe. Er verläuft zunächst noch zwischen dem »weißen Körper« und der »Muskelhaut«, wie HENSEN die über demselben gelegene Haut bezeichnet, durchbricht sie aber bald und geht dann zwischen ihr und Argentea externa schräg nach außen, etwa in der Richtung nach der Pupille. Ich habe diesen äußerst feinen Nerven bis an die Iris verfolgen können, er verzweigt sich, indem er einen feinen Ast nach außen hinten abgibt, außerdem entsendet er feine Ästchen an die Muskelhaut und die Argentea externa. Seinen Verlauf kann man nur dann verfolgen, wenn man ihn vom Ganglion aus präpariert, indem man vorsichtig die äußere Silberhaut wegnimmt. Ich will ihn als Ramus iridicus bezeichnen und unten noch einige Bemerkungen an ihn anknüpfen. — Kurz nach dem Verlassen des Ganglions gibt der Ramus iridicus eine sehr feine Anastomose (Anastomosis nervorum ophthalmicorum) nach dem Nervus ophthalmicus superior medius ab, sie wurde wiederholt auf beiden Seiten gefunden (allerdings nicht bei *Octopus*), doch muß man schon sehr genau Obacht geben, wenn man sie nicht übersehen will (Textfig. 2).

Bevor der Ophthalmicus superior posterior die Orbita verläßt, gibt er vorher noch nach hinten gleich nach Verlassen des Ganglions ein feines Nervenästchen (Ramus muscularis) ab, das sich bald verzweigt und die feinen Augenmuskeln der Muskelhaut versorgt. Manchmal treten auch zwei solcher Ästchen heraus.

Der eigentliche Nervus ophthalmicus superior posterior durchbricht nun sofort, nachdem er das Ganglion passiert hat, in einem Foramen die Hüllhäute des Auges (Muskelhaut, Argentea externa) und dann schräg die knorpelige Orbita in ihrem hinteren Teile am medialen Rande. So erscheint er als ein dorsiventral abgeflachter, breiter Nerv von glänzendem Aussehen, der nun zwischen Orbita und dem dicht daraufliegenden Musculus nuchalis nach außen zieht. Der erste Zweig, der hier abgegeben wird, ist ein feines Ästchen, das in die Knorpelkapsel des Auges geht (Ramus orbitalis), hierauf folgen zwei Nerven (Rami nuchales), die den Nuchalis versorgen (Textfig. 3 *rr.nuch.*). Sie entspringen an gleicher Stelle noch aus dem Stamme des Nerven, der eine innerviert den medialen, der andre den lateralen Teil des Muskels. Beide verbreiten sich an der Unterseite

des Muskels und ramifizieren sich dort fein, man sieht sie, wenn man den Nuchalis in der Mitte aufschneidet und dann zur Seite klappt. — Nachdem der Nervenstamm diese Äste abgegeben hat, teilt er sich gewöhnlich in zwei ziemlich gleichstarke, plattgedrückte Äste. Diese verlaufen in dem feinen Bindegewebe zwischen Nuchalis und Augenknorpel direkt auf der Kapsel, die nach außen zu immer dünner wird, so daß man dort die Argentea hindurchschimmern sieht, und heben sich ziemlich schwer vom Untergrunde ab. Sie gehen dann ziemlich



Textfig. 3.

Nervi antorbitales superiores und Nervus ophthalmicus superior posterior von *Eledone moschata* von dorsal. (Der Musculus nuchalis ist weggenommen.) Vergr. etwa 3 : 1.

gerade lateralwärts etwas nach vorn, verästeln sich stark und bilden auch Anastomosen untereinander. Die feineren Ästchen verlieren sich dann in dem Ringmuskel, der das Augenlid umgibt und haben also anscheinend, indem sie ihn innervieren, die Funktion der Lidbewegung. Das Verbreitungsgebiet des Ophthalmicus superior posterior ist also die hintere, obere Hälfte des Augenrandes, er versorgt dort Haut, Muskulatur und subcutanes Bindegewebe. — Beizufügen wäre vielleicht noch, daß den Nerven, oft eng an ihn angefügt, die Arteria ophthalmica begleitet, sie verläuft entweder zwischen den

beiden Wurzeln des Nerven oder auf ihnen, parallel mit der hinteren Wurzel. An ihrer starken Verzweigung auf dem »weißen Körper« läßt sie sich leicht von dem Nerven unterscheiden, ein feiner Gefäßzweig durchbricht auch mit dem Nerven die Orbita in demselben Foramen, oft auch in einem kleinen Loch direkt daneben.

b) Nervus ophthalmicus superior medius.

Dieser breite, bandförmige Nerv (Textfig. 2 *n.ophth.sup.med.*), der etwa die Stärke der hinteren Wurzel des Ophthalmicus superior posterior hat, entspringt aus dem Cerebrale direkt vor dem Opticusstiel, häufig zusammen mit der vorderen Wurzel des eben genannten Nerven, immer aber gemeinsam mit dem Ophthalmicus superior anterior. Es ist ein ziemlich kurzer, plattgedrückter Nerv, er läuft, nachdem er die Knorpelkapsel durchbrochen hat, am »weißen Körper« in die Höhe, dann seitwärts, zwischen ihm und der Muskelhaut, und teilt sich bald in drei bis vier Äste auf, von denen der vorderste der stärkste ist und sich bald wieder teilt. Diese Äste lassen sich in die Muskelhaut verfolgen, in die sie eindringen. Sie versorgen also diese, vielleicht auch noch die Argentea externa. Der hintere Ast dieses Nerven gibt dann gewöhnlich die schon oben beschriebene feine Anastomose nach dem Ramus iridicus nervi ophthalmici superioris posterioris ab, die auf dem »weißen Körper«, bedeckt von der Muskelhaut, dahinläuft.

c) Nervus ophthalmicus superior anterior.

Der Nervus ophthalmicus superior anterior endlich (Textfig. 2 *n.ophth.sup.ant.*) ist der kleinste der Ophthalmici superiores, er ist aber mit der Lupe immerhin noch gut zu finden, wenn man am vorderen, inneren Rande der Augenkapsel, deren Knorpel von oben abgetragen wurde, in die Tiefe geht, da er die Gehirnkapsel ziemlich tief durchbohrt. Auf Textfig. 2 und Taf. XIV, Fig. 7 ist er ja auch deutlich zu erkennen. Er entspringt aus dem Cerebrale mit dem Ophthalmicus superior medius zusammen vor dem Opticusstiel auf etwa gleicher Höhe wie die hintere Wurzel des hinteren oberen Augennerven und verläuft nach Durchbohrung der Knorpelkapsel ebenfalls am »weißen Körper« hin, von der Muskelhaut überdeckt. Auch er ist bandförmig, manchmal von derselben Breite wie der Nervus ophthalmicus superior medius, da er aber schon am vorderen inneren Rande der Augenkapsel gelegen ist, ist er nicht mehr dorsiventral, sondern mehr von vorn nach hinten abgeplattet, so daß man beim Präparieren von oben in seiner eigentlichen Lage gewissermaßen nur die

Kante dieses Nerven sieht. Er teilt sich bald in zwei Äste, die hier in die feinen Fasern der Muskelhaut, eventuell auch der Argentea externa, eindringen. — Auf Textfig. 2 wurde er absichtlich etwas nach hinten gezogen dargestellt.

Chérons kurze Beschreibung der oberen Augennerven — er nennt sie nerfs ophthalmiques supérieurs — hat absolut keine Bedeutung. Zwar gibt er richtig deren Dreizahl an und zeichnet ihre Ursprünge auf Pl. V, Fig. 47 auch annähernd genau ein, doch stimmen seine Beobachtungen für keinen dieser drei Nerven. Ich vermute stark, daß ihm die Nerven bei der Präparation durch die Gehirnkapsel abgerissen sind, und er die peripheren Stümpfe dann willkürlich mit den noch stehengebliebenen Nervenwurzeln in Zusammenhang gebracht hat. (Die Präparation dieser Nerven durch die Gehirnkapsel ist aber gar nicht so leicht und erfordert immerhin eine gewisse technische Fertigkeit und gute optische Hilfsmittel.) So hat Chéron z. B. das Ganglion ophthalmicum superius, das er wohl gesehen und auch abgebildet hat, dem Nerf ophthalmique postérieur et supérieur zugesprochen, einem Nerven, den wir später noch als Oculomotorius posterior kennen lernen werden, während es in Wirklichkeit ja dem Nervus ophthalmicus superior posterior angehört. Seine Schilderung vom Verlauf des vorderen Ophthalmicus aber stimmt eher mit dem eines Antorbitalis superior überein. — Auch nach Jattas kurzer Beschreibung (Nachlaß S. 29) kann man sich kein Bild vom Verlauf der Augennerven machen.

Ich mußte die Angaben dieser Autoren aus dem Grunde etwas kritisch betrachten, weil sich Magnus (1902) bei seinen physiologischen Untersuchungen über die Pupillenreaktion der Octopoden auf sie gestützt hat und infolgedessen zu Resultaten gekommen ist, die sich nur sehr schwer mit den wahren anatomischen Tatsachen in Einklang bringen lassen. Magnus unterscheidet auf Grund seiner physiologischen Befunde einen Erweiterungs- und einen Verengerungsnerv der Pupille, sowie einen Colorationsnerven der Iris und bezeichnet sie mit diesem Namen auf einer von Jatta hinterlassenen Zeichnung des Gehirns von *Octopus vulgaris* (es ist übrigens dieselbe Zeichnung, die Bauer auf S. 165 unter dem Namen »Gehirn von *Eledone*« veröffentlicht hat). Es ist mir nun schlechterdings nicht möglich gewesen, diese Nerven von Magnus mit den von mir oben beschriebenen mit Sicherheit zu identifizieren, und ich kann mich daher hier nur in Vermutungen ergehen.

Was zunächst den Erweiterungsnerven anlangt, so entspringt er etwa an der Stelle des Gehirns, an der bei uns der Nervus ophthalmicus superior anterior und medius dasselbe verlassen. Da der erstere ziemlich versteckt liegt, nehmen wir an, es sei der Nervus ophthalmicus superior medius. Dieser innerviert, wie wir oben gesehen haben, die feine Muskelhaut und eventuell auch die Argentea externa. Leider wissen wir über die Anatomie und Funktion der Augenmuskeln bei Cephalopoden noch sehr wenig. Aber es könnte immerhin sein, daß die Augenmuskeln der Muskelhaut durch ihre Kontraktion eine Dilatation der Pupille herbeiführen. Dieser Nerv bewirkt aber auch Dunkelfärbung der Iris. Da ich nun vermutet habe, daß er auch die Argentea externa mit versorgt, diese aber vorn in die Iris übergeht, so könnte man sich immerhin die Vermutung gestatten, daß der sog. Erweiterungsnerv der Pupille dem Nervus ophthalmicus superior medius entspräche.

Schwieriger wird diese Beweisführung schon für den »Colorationsnerven« der Iris. Sein Ursprung fällt nach der Zeichnung etwa mit dem der hinteren Wurzel des Ophthalmicus superior posterior zusammen. Nun innerviert dieser Nerv aber, wie wir oben gesehen haben, den Sphincter oculi bzw. den oberen Lidrand. Eine Coloration der Iris auf dieser Bahn ist also ausgeschlossen. Da kommt uns der Ramus iridicus zu Hilfe, den ich bis in die Iris hinein verfolgt habe. Es drängt sich unwillkürlich die Vermutung auf, daß das Ganglion ophthalmicum superius, welches in diesen Nerven eingeschaltet ist und aus dem ja der Ramus iridicus entspringt, in Beziehung zum Chromatophorenspiele der Iris stehe, und daß die Bahnen für dasselbe im Ramus iridicus verlaufen. Auf diese Weise läßt sich die Coloration der Iris schon erklären, der Colorationsnerv von Magnus würde also im Anfang mit meinem Nervus ophthalmicus superior posterior identisch sein und seine Fortsetzung im Ramus iridicus desselben haben. — Ich muß allerdings hinzufügen, daß ich am Ganglion ophthalmicum inferius, das wir später noch besprechen werden, vergeblich nach einem ähnlichen Irisast gesucht habe; auf welchem Wege dann hier ein Dunkelwerden der Iris erfolgen soll, welches Magnus ebenfalls beobachtet hat, kann ich mir nicht erklären. Hoffentlich wird uns die Physiologie bald einmal Aufklärung über diese interessanten Verhältnisse bringen.

Schließlich noch der Verengerungsnerv der Pupille. Magnus identifiziert ihn mit dem Nerf ophthalmique postérieur et supérieur Chérons, einem Nerven, der in seinem Ursprung unserem Nervus

oculomotorius posterior entsprechen würde. Der einzige Umstand, der dafür spricht, daß der Verengerungsnerv mit letzterem identisch sei, ist der, daß MAGNUS bei Reizung desselben eine Drehung des Auges nach hinten erhielt, denn der Oculomotorius posterior versorgt einen großen Augenmuskel, der eine derartige Funktion haben kann. Eine Verengerung der Pupille und eine Entfärbung der Iris von hier aus ist aber undenkbar. Dafür würde ebenfalls nur der Ophthalmicus superior posterior in Betracht kommen. Man könnte höchstens noch an eine verschiedene Funktion der beiden Wurzeln dieses Nerven denken. Darüber kann aber die Anatomie keine Auskunft geben; ich muß das dahingestellt sein lassen.

Wir haben jetzt die Nervi ophthalmici superiores bei *Argonauta* zu betrachten (Textfig. 1). Sie haben im allgemeinen denselben Verlauf wie bei *Eledone*, jedoch handelt es sich hier nur um zwei, einen Nervus ophthalmicus superior posterior und einen Nervus ophthalmicus superior anterior. Der erstere entspringt aus der Commissura lateralis posterior mit zwei Wurzeln, die hintere Wurzel tritt hinter dem Opticusstiel in das Gehirn ein, die vordere Wurzel wahrscheinlich wieder vor ihm; sie war so dünn, daß ich sie nicht bis zu ihrem Ursprung verfolgen konnte. Die radix posterior gab einen äußerst feinen Nervenzweig an die Arteria ophthalmica ab in der Richtung nach dem Gehirn zu. Ein Ganglion ophthalmicum superius habe ich nicht bemerken können, dagegen zeigte sich wieder der bekannte Ramus iridicus, der sich mit einem Ast der Arteria ophthalmica unter der Argentea externa bis zur Iris verfolgen ließ. Nach Vereinigung der beiden Wurzeln durchbricht der Nerv die Orbita in ihrem hinteren Teile, gibt einen dünnen Zweig an den schmalen, langgestreckten Musculus nuchalis ab, der vom Mantelrand nach vorn an die laterale Seite des ersten Armpaares zieht, und entsendet einen kleineren an die Augenkapsel. Der Ramus nuchalis ist ziemlich lang, verläuft nach hinten und etwas nach oben und versorgt den hinteren Teil dieses Muskels, sich kurz vorher in mehrere Zweige aufsplitternd. Der Hauptstamm des Nerven verstreicht dann nach der Mitte des Augenlides, seine Endverzweigungen verlieren sich im Sphincter oculi und der umgebenden Haut. Wegen der Durchsichtigkeit der Haut war diese Innervierung hier besonders schön zu sehen. — Der vordere obere Augennerv verläßt die Commissura lateralis posterior vor dem Opticus an ihrem Übergang in die Suboesophagealportion. Er zieht am vorderen Rande des Augenganglions hin und teilt sich bald in zwei stärkere Äste, die in die Muskelhaut des Auges eindringen.

Von den Augennerven, die Meyer für *Opisthoteuthis* beschreibt, scheint nur der Nervus ophthalmicus superior und der Nervus oculomotorius anterior superior unsern oberen Augennerven zu entsprechen, der erstere dem hinteren, der letztere dem vorderen. Ich habe mit Willen meine vorderen oberen Ophthalmici nicht mit dem Namen Oculomotorii belegt, weil ich nicht genau feststellen konnte, ob es reine Augenbewegungsnerven waren. Der »sogenannte« Nervus anterior Meyers entspringt ungefähr an derselben Stelle, wo sonst das Ligament das Gehirn verläßt. Da er aber die Schädelkapsel durchbohren und einen Muskel versorgen soll, so ist an seiner Behauptung wohl nicht zu zweifeln. — Über die Augennerven von *Cirroteuthis* fehlen noch genauere Angaben.

Auf Vergleiche mit den Decapoden kann ich mich hier nicht einlassen, da das zu weit führen würde. Die Octopoden zeigen immerhin gewisse Abweichungen von ihnen, so daß es eine Aufgabe für sich sein würde, sichere Homologien zwischen den Nerven dieser beiden Gruppen festzustellen. Ein Nervus postorbitalis existiert bei den Octopoden nicht.

Wir sollten jetzt eigentlich zur Besprechung der Nerven des Ganglion buccale superius übergehen, da dieses ja mit zur Supraoesophagealportion gehört. Aus gewissen Gründen wollen wir diese aber erst später im Zusammenhang mit denen des Ganglion buccale inferius betrachten; wir vermeiden dadurch ein Zerreißen der Materie, denn einige der dort zu besprechenden Nerven stehen zu beiden Ganglien in Beziehung. Außerdem bleiben wir durch diese rein äußerliche Anordnung im Einklang mit den neueren Decapodenarbeiten.

b. Nerven des Ganglion viscerale.

4. Nervus oculomotorius posterior.

Dieser Nerv (Taf. XIII, Fig. 1, 2 und Textfig. 8 *n.oculom.post.*) entspringt vom Visceralganglion, und zwar von dem Winkel, in dem die Commissura lateralis posterior und das Ganglion viscerale hinten zusammentreffen. Es ist ein ziemlich dünner Nerv, er läuft zunächst eine kleine Strecke innerhalb der Gehirnkapsel schräg nach hinten außen und durchbricht dann den Knorpel in einem kurzen Kanal. So gelangt er in das Innere der Orbita, auf deren hinterer Innenseite er unmittelbar oberhalb vom Olfactorius (etwas stärker wie dieser) bis zu dem größten der Augenmuskeln hinzieht, der schief an der Knorpelkapsel an ihrem hinteren Teile entspringt und dann auf die

Oberseite des Bulbus übergreift (Textfig. 8 *Aug.Musk.*$_3$). Der Nerv teilt sich schon, bevor er den Muskel erreicht, in zwei bis drei Äste, die dann in die Muskelmasse eindringen und sich dort weiter verzweigen. Er hat höchstwahrscheinlich nur motorische Funktionen, ich habe ihn deshalb auch als Augenmuskelnerv bezeichnet.

Chéron hat den Ursprung dieses Nerven, den er Nerf ophthalmique postérieur et supérieur nennt, zweifellos richtig gesehen, wie auch aus seinen Fig. 47 und 48 hervorgeht, hat ihn aber nicht durch die Knorpelkapsel verfolgen können und beschreibt ihn in der Fortsetzung als einen mit einem Ganglion ausgestatteten Nerven, der Äste bis zum Augenlid abgeben soll. Das ist natürlich, wie wir oben gesehen haben, der Nervus ophthalmicus superior posterior, der ihm jedenfalls abgerissen ist, und den er nun willkürlich mit der Wurzel des Nervus oculomotorius posterior in Zusammenhang bringt.

Denselben Nervus oculomotorius posterior treffen wir auch bei *Argonauta* wieder (Textfig. 1), er verläßt das Visceralganglion in dem Winkel, den es mit der Commissura lateralis posterior bildet, am weitesten lateral gelegen von den drei hier entspringenden Nerven. Mit zwei bis drei Ästen innerviert er den großen hinteren Augenmuskel.

Unser Nervus oculomotorius ist seinem Ursprung und Verlauf nach vollkommen mit dem Nervus oculomotorius superior posterior von *Opisthoteuthis* identisch.

5. Nervus capsulae hepaticae anterior.

Mit dem vorhergehenden und dem folgenden Nerven entspringt der Nervus capsulae hepaticae anterior (Taf. XIII, Fig. 1, 2 und Textfig. 8 *n.caps.hep.ant.*) von der Dorsalseite des Visceralganglions etwa aus dem Winkel zwischen Commissura lateralis posterior und Ganglion viscerale. Er verläßt das Gehirn lateral von dem Nervus oculomotorius posterior, am weitesten nach außen von den dreien; alle drei Nerven entspringen ganz nahe aneinander. Der Nerv, der etwas stärker als seine Nachbarn und mehr plattgedrückt ist, läuft unter dem Oculomotorius posterior weg, durchbricht den Gehirnknorpel schräg von vorn nach hinten außen und zieht dann direkt unter und hinter der Augenkapsel im Gewebe der Leberkapsel zunächst eine kurze Strecke nach außen. Nun biegt er nach vorn um und beschreibt so, der Ansatzstelle der Leberkapsel folgend, einen Bogen nach vorn außen. Dabei geht er in die Tiefe und verliert sich, indem er immer schwächer wird, und nur wenige Seitenzweige abgibt in dem Bereich, wo die Leberkapsel an der Orbita ansetzt.

Der Nervus capsulae hepaticae anterior findet sich auch bei *Octopus* und *Argonauta* wieder, wo er genau denselben Verlauf nimmt. Nur fand ich ihn bei letzterer in der Mitte zwischen Nervus oculomotorius posterior und Nervus capsulae hepaticae posterior entspringend. — Wir kommen auf diesen Nerven noch einmal kurz zurück, nachdem wir den folgenden kennengelernt haben.

6. Nervus capsulae hepaticae posterior.

Am weitesten medial von den drei eben besprochenen Nerven gelegen, tritt der Nervus capsulae hepaticae posterior (Taf. XIII, Fig. 1, 2 und Textfig. 8 *n.caps.hep.post.*) aus dem Viscerale heraus. Es ist ein sehr dünner Nerv, der ziemlich gerade nach hinten, etwas nach oben gerichtet ist, die hintere Membran des Gehirnknorpels durchbricht und dann innerhalb der muskulösen Leberkapsel zur Seite der Arterien, die hier gelegen sind, verlaufend in diese selbst von innen aus eindringt. Hier splittert sich der Nerv in mehrere feine Ästchen auf (ich konnte auch Anastomosen zwischen ihnen bemerken), die dann die Muskulatur dieses Teiles der Leberkapsel versorgen. Seine Länge beträgt kaum 1 cm.

Ich brauche diesen Nerven nicht noch einmal für *Argonauta argo* zu beschreiben, da er in seinem Verlauf mit dem von *Eledone* und *Octopus* vollkommen übereinstimmt.

Die beiden letztgenannten Nerven, die also ihr Verbreitungsgebiet in der muskulösen Leberkapsel haben (ich konnte sie wenigstens nur in ihr verfolgen), und die ich auch danach benenne, sind bisher noch bei keinem Octopoden beschrieben worden. Die ziemlich versteckte Lage des ersteren und die Feinheit des letzteren läßt uns das nicht Wunder nehmen. Doch sind es zwei ganz konstant immer wiederkehrende Nerven, die deshalb schon einige Beachtung verdienen. Der Nervus capsulae hepaticae posterior gleicht seinem Ursprung und Verlauf nach dem von Hillig auf S. 776 beschriebenen Nervus retractoris capitis anterior. Da nun, wie Brock dargetan hat, der Musculus retractor capitis bei den Octopoden seine Selbständigkeit aufgegeben hat und in die muskulöse Leberkapsel einbezogen worden ist, so liegt die Annahme nicht fern, daß es sich hier um eine Homologie zwischen diesen beiden Nerven handle. Dahingegen läßt sich der Nervus capsulae hepaticae anterior mit keinem der beschriebenen Decapodennerven in Einklang bringen. Er muß also vorläufig noch als eine selbständige Bildung aufgefaßt werden.

7. Nervus pallialis.

Jeder der beiden Mantelnerven (Mantelkonnektive) (Taf. XIII, Fig. 1, 2 *n.pall.*) entspringt vom hinteren Seitenrande des Ganglion viscerale als einer der kräftigsten Nerven des Gehirns, etwa von der Stärke der Armnerven, durchbohrt den hier dünnen Gehirnknorpel und befindet sich nun im Inneren der muskulösen Leberkapsel. Hier zieht er der oberen Wandung derselben angelagert schräg nach außen und etwas nach unten, wird ganz platt und verläßt sie schließlich durch ein Foramen in der Muskelwand. Noch innerhalb der Leberkapsel gibt er zwei Äste ab, einen längeren, der vom oberen Rand des Nerven entspringt und nach hinten und etwas nach oben an die Innenwandung der Kapsel verstreicht, und einen kleineren, vom unteren Rand abgehend, der ebenfalls die Innenseite derselben versorgt. Nach seinem Austritt aus der Leberkapsel wird der Nerv, der nun wieder schmaler und rundlicher gestaltet ist, von dem Musculus adductor pallii lateralis wie von einer Scheide umhüllt. Hier innerviert er mit einem längeren, dünnen Nervus musculi adductoris pallii lateralis auch diesen Muskel und tritt dann schräg von innen vorn kommend in das bekannte Sternganglion ein.

Das Ganglion stellatum, das direkt unter der Haut liegt, in dem Winkel, wo Mantel und Körperwand aneinanderstoßen, hat bei *Eledone moschata* etwa die Gestalt eines Dreieckes mit abgerundeten Ecken (Taf. XIV, Fig. 5), dessen Hypotenuse nach außen gerichtet ist. In den Winkel, den die beiden Katheten zusammen bilden, tritt der Nervus pallialis von ventral her ein. Von den freien Rändern des Ganglions treten nach allen Seiten Nerven von wechselnder Stärke sternförmig aus, die dann dünner werdend in die Muskulatur des Mantels eindringen. Bis zu diesem Eintritt haben die Nerven, die nach hinten ziehen, den längsten Verlauf, sie nehmen dann an der Außenseite nach vorn zu kontinuierlich an Länge ab. Diejenigen, die sich medianwärts ausbreiten, sind die kürzesten; zwischen ihnen befestigen sich die Ansätze des Musculus adductor pallii lateralis an der Mantelmuskulatur. Die Behauptung CHÉRONS, daß der innere Rand des Sternganglions keine Nerven aussende, beruht auf einem Irrtum. Nach ihrem Eintritt in die Mantelmuskulatur lassen sich diese einzelnen Nerven aber noch weit darin verfolgen und bewirken so eine äußerst feine Innervierung derselben. Ich habe bei *Eledone* gegen 35 derartige Nervi stellares gezählt, und fand die Zahl auf beiden Seiten konstant. Bei *Octopus vulgaris* waren es we-

niger, nur etwa 25 Stück; auch besitzt das Ganglion stellatum hier eine mehr halbkreisförmige Gestalt (Taf. XIV, Fig. 6), in dessen Zentrum der Pallialnerv eintritt. So hat das Sternganglion bei den verschiedenen Arten immer einen etwas abweichenden Habitus. Es ist bei *Eledone* mit seiner Unterlage durch eine Anzahl feiner Nervenfäden verwachsen, bei *Octopus* dagegen konnte ich keine derartige Anheftung nachweisen.

Eine Commissur zwischen den beiden Ganglia stellata existiert bei den Octopodiden nicht. Daß die Angabe PFEFFERS (1877) über das Vorhandensein einer solchen auf Verwechslung mit Blutgefäßen beruht, haben schon FRITSCH (1878) und BROCK (1880) eingehend zur Sprache gebracht; ich konnte mich von der Richtigkeit ihrer Beobachtung nochmals überzeugen. Die von MANTEY entdeckte »Anastomose« habe ich nicht wiedergefunden, sie würde aber ihrer Beschreibung nach nicht den Charakter einer Commissur tragen. Auch sonst ist über eine Stellarcommissur bei andern Octopodengruppen nichts bekannt. HUXLEY und PELSENEER (1895, S. 18) haben auf ihr allmähliches Verschwinden von den Oegopsiden über die Myopsiden nach den Octopoden zu bereits aufmerksam gemacht.

Der Nervus pallialis von *Argonauta argo* (Textfig. 1) ist ein stärkerer Nerv, der keine Besonderheit zeigt. Innerhalb der Leberkapsel gibt er einen feinen Ast an deren Wand ab, dann zieht er in der Scheide des Musculus adductor pallii lateralis bis zum Sternganglion, von dem etwa 15 Nervi stellares nach allen Richtungen des Mantels entspringen.

Bei *Opisthoteuthis* verläßt der Pallialis nach MEYER das Gehirn an derselben Stelle wie bei den übrigen Octopoden. Er geht aber nur zur Hälfte in dem Sternganglion auf, die zweite Hälfte dient der Flosseninnervation. Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse wie bei *Sepia*. Das Ganglion stellatum ist rechteckig, und seine Zweige versorgen Körperoberfläche, Seitenmuskulatur des Rumpfes, Musculus depressor infundibuli, Musculus retractor capitis und die seitlichen Partien der Kiemenhöhle.

Ein eigentümliches Verhalten zeigt nach REINHARDT und PROSCH (Fig. 2 auf Tab. V) das Sternganglion bei *Cirroteuthis*. Es ist vom Pallialnerven abgespalten und nur durch zwei kurze Schenkel mit ihm in Verbindung. Es besitzt also einen ähnlichen Bautypus wie etwa das von *Ommatostrephes* und steht somit unter den Octopoden bisher einzigartig da. Wenige sehr feine Äste sollen aus ihm heraustreten. — Die Bestätigung dieses abweichenden Befundes bei *Cirroteuthis* bleibt noch abzuwarten.

8. Nervus collaris.

Mit dem Nervus pallialis entspringt der bedeutend schwächere Nervus collaris (Taf. XIII, Fig. 1, 2 *n.coll.*) aus einer Wurzel, und zwar über ihm und etwas nach innen, vom hintersten Punkte des Visceralganglions. Er durchbricht im Verein mit dem Pallialis die hintere, dünne Wandung der Gehirnkapsel und zweigt sich dann sofort ab. Der Collaris befindet sich also auch im Innern der Leberkapsel, verläuft, während der Pallialis schräg nach außen unten zieht, etwas nach oben hinten und schräg nach außen und durchbohrt dann die muskulöse Leberkapsel über dem Ursprung des Musculus adductor infundibuli lateralis. Die Arteria collaris begleitet ihn an seiner Innenseite. Unter dem Musculus bulbocollaris biegt er dann mit einem scharfen Winkel nach vorn um und dringt hier zugleich mit der Arterie in den Musculus collaris ein. Hier zieht er nach vorn und teilt sich in mehrere feine Äste, die sich auf der Ober- und Außenseite des Muskels aufzweigen. Bis zum Mantelschließapparat konnte ich ihn nicht verfolgen. Er ist also der typische Nerv für den Musculus collaris. — Chéron beschreibt diesen Nerven auf S. 28 unter dem Namen »Nerf accessoire du palléal«. Über sein wahres Verbreitungsgebiet kann man aber nach seinen Worten nicht recht klar werden. — Es ist aber ein vollkommen selbständiger Nerv, der zum Pallialis absolut keine Beziehung hat. Hillig hat ihn daher bei *Sepia* als »Nervus collaris« bezeichnet, welchen Namen ich für die Octopoden übernommen habe, da beide Nerven sich völlig entsprechen.

Bei *Argonauta* (Textfig. 1) verläßt der Nervus collaris getrennt vom Nervus pallialis das Gehirn, und zwar über dem letzteren. Er versorgt hier ebenfalls den Musculus collaris, wo er sich in mehrere Äste auflöst.

Der feine »Accessorius nervi pallialis« bei *Opisthoteuthis*, den Meyer kurz erwähnt, soll die an der Hinterseite der Augenkapsel inserierenden Muskeln der Rumpfmuskulatur innervieren. Ein ausgeprägter Musculus collaris scheint hier nicht zu existieren.

9. Nervus visceralis.

Die beiden Eingeweidenerven (sie werden auch als Nervi vagi oder Visceralconnektive bezeichnet) (Taf. XIII, Fig. 2 und Textfig. 4 *n.visc.*) entspringen als zwei sehr starke, platt gedrückte Nervenstränge vom hintersten, untersten Rande des Visceralganglions. Sie durchbrechen sofort den Gehirnknorpel und ziehen innerhalb der musku-

lösen Leberkapsel parallel nebeneinander gelagert zunächst ein Stück nach abwärts, krümmen sich dann im Bogen nach hinten um und verlaufen so direkt über der ventralen Muskelschicht der Leberkapsel, in die auch Fasern des Musculus adductor pallii medianus einstrahlen. Nach kurzem Verlauf verlassen sie die Leberkapsel in zwei getrennten länglichen Foramina (Textfig. 4 *Dst.d.n.visc.*), die in einer Höhe nebeneinander liegen, und gelangen nun in den Raum zwischen den beiden Blättern des Musculus adductor pallii medianus. Bei *Eledone moschata* verbreitert sich hierauf der Nerv, der sich jetzt der Vena cava anlegt, ziemlich, und während er bis zum Durchbruch ganz unverzweigt war, spaltet er sich hier in zwei Portionen, von denen die innere zahlreiche Äste (Rami venae cavae) an die große Vene abgibt, die von dorsal her (denn die beiden Viscerales liegen an dieser Stelle noch über der Vene nebeneinander, so daß man letztere beim Präparieren von ventral erst zur Seite ziehen muß, um einen der Nerven zu sehen) der Länge nach in ihre Wandung eindringen. Das geschieht in der Hauptsache noch vor der Ausmündung des Rectum. In der Höhe des Afters etwa vereinigen sich beide Portionen dann wieder, und jeder Visceralis setzt jetzt in der Nische zwischen dem Musculus adductor pallii medianus und der großen Vene seinen Verlauf nach hinten fort. Aus der oben erwähnten äußeren Portion und vom lateralen Rand des hinten wieder vereinigten Nervus visceralis entspringen nun gewöhnlich noch drei bedeutendere Nerven, zwei schwächere (Rami musculi adductoris pallii mediani) besorgen die Innervation des hinteren Teiles des Mittelmantelmuskels, während ein stärkerer, der Nervus musculi depressoris infundibuli, den gleichnamigen Muskel innerviert. Der letztere tritt an der Verwachsungsstelle von Musculus adductor pallii medianus und Musculus depressor infundibuli in ihn ein, zieht nach hinten und etwas nach außen als ein etwas breitgedrückter, platter Nerv und verzweigt sich mehrfach zwischen dessen Muskelfasern.

Etwas abweichende Verhältnisse fand ich in diesem Teile des Visceralnerven bei *Octopus vulgaris* vor. Ursprung und Verlauf ist derselbe wie bei *Eledone*, doch trennt sich nach Verlassen der Leberkapsel medianwärts ein stärkerer Nervenast, der der oben besprochenen inneren Portion entsprechen dürfte, vollkommen ab und versieht mit zahlreichen Nervenzweigen die Vena cava. Er zieht ein beträchtliches Stück an ihr nach hinten entlang und mündet also nicht wieder in den Hauptnerven, der seinerseits fast keine Äste an die große Vene abgibt, ein. Daß dieser Ast des Nervus visceralis dem Nervus

venae cavae posterioris von *Eledone*, den ich bei *Octopus* nicht nachweisen konnte, entspricht, möchte ich nicht annehmen, da der Verlauf, wie wir später sehen werden, doch ein andrer ist, eher wird er der »inneren Portion« homolog zu setzen sein. Doch habe ich gerade in diesem vordersten Teile des Visceralis immer Variationen gefunden. Immerhin auffällig ist aber die außerordentlich reiche Innervierung der großen Vene.

Wir haben den Eingeweidenerven etwa in der Höhe der Ausmündung des Enddarms verlassen. Etwas hinter dieser Stelle gibt nun der Visceralis der linken Seite einen kurzen Nerven ab, der den vordersten Abschnitt des Rectums innerviert. Dieser kleine »Nervus recti« kreuzt die Vena cava und dringt mit zwei bis drei Ästen von dorsal in die Wandung des Rectums nahe am After ein. — Ein wenig weiter hinten spaltet sich vom rechten Nervus visceralis der Nervus atramenti, der Tintenbeutelnerv, ab; er zieht etwas nach innen hinten und teilt sich gewöhnlich in zwei Zweige, einen vorderen, der sich mehr an den Ausführungsgang des Beutels anlegt, und einen hinteren, der in der Wandung des Beutels selbst verschwindet; es ist ein äußerst feiner Nerv.

Girod beschreibt auf S. 37 seiner Arbeit »Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de la France« (1881) die Innervation des Tintenbeutels und der Tintendrüse bei *Octopus vulgaris* ausführlicher, jedenfalls auf Grund von Schnittserien. Beide Nervi viscerales sollen etwa an der Stelle, wo der Ausführungsgang in den Tintenbeutel mündet, ein Paar »nerfs vésiculaires« an den letzteren abgeben. Zwei »nerfs de la glande« sollen etwas weiter hinten die Tintendrüse innervieren. Auch vom Magenganglion aus soll diese Drüse versorgt werden, jedenfalls durch die später zu erwähnenden Nervi rectales ganglii gastrici (Fig. 7 bei Girod erläutert diese Darstellung). Eine derartig komplizierte Innervation dieses Organs durch Präparation nachzuweisen, war mir natürlich unmöglich. Unser Nervus atramenti würde einem der »nerfs vésiculaires« entsprechen.

Wir sind im Verlauf unserer Untersuchung jetzt ungefähr an der Stelle angekommen, an der die berühmte Visceraliscommissur Chérons liegen soll. In Anbetracht der Wichtigkeit dieses Punktes wollen wir einmal des näheren auf ihn eingehen. Chéron beschreibt ihren Verlauf bei *Eledone* auf S. 25 folgendermaßen: »Immédiamment en arrière de la cloison, le nerf de droite et celui de gauche communiquent par un filet anastomotique d'une finesse extrême, absolument transversal, qui passe entre le rectum et la poche du noir, situés au-des-

sous, et le foie, placé au-dessus. Ce filet est très difficile à bien voir.« Auf Fig. 2, Pl. I, ist diese Commissur an der betreffenden Stelle mit feinen Punkten angedeutet. — CHÉRON beschreibt dann dieselbe mit ähnlichen Worten auch für *Octopus*. — v. JHERING hat diese Angaben CHÉRONS übernommen, ohne sie jedenfalls noch einmal nachgeprüft zu haben. BROCK bekennt in seiner Arbeit »Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden« (1880), daß er sie zwar bei *Eledone* und *Octopus* wie auch bei den Philonexiden gesucht, aber nicht gefunden habe. Trotzdem bezweifelt er keinesfalls die Befunde CHÉRONS. Er macht aber insofern einen Fehler, als er sie mit der Commissura visceralis posterior der Oegopsiden und Myopsiden homologisiert, während sie ihrer ganzen Lage nach der Commissura visceralis anterior entsprechen würde. Die letztere war allerdings damals noch gar nicht bekannt. Auch APPELLOEF (Teuthologische Beiträge I., 1889, S. 19) hat diese Commissur nicht wiedergefunden; außer CHÉRON hat sie also niemand wieder gesehen.

Ich habe aus diesem Grunde mit Fleiß nach ihr gesucht, habe aber ebenfalls nirgends eine Spur davon entdeckt, weder bei *Octopus*, noch bei *Eledone*, noch bei *Argonauta*. Allerdings ist die Präparation an dieser Stelle etwas schwierig wegen der außerordentlich zahlreichen feinen Blutgefäße, die hier die Vena cava verlassen und sich mit dem anliegenden Bindegewebe verfilzen. Ich vermute aber sicher, daß CHÉRON ein solches Blutgefäß als Commissur angesehen hat, auf diese Weise wäre dann der Irrtum erklärlich. So bestechend das Vorhandensein einer derartigen Commissur bei den Octopoden wäre, da sie ja bei den Decapoden an dieser Stelle existiert, was CHÉRON aber gar nicht wußte, so muß doch immerhin hervorgehoben werden, daß sie schon bei den Myopsiden, wie HILLIG nachgewiesen hat, »durchaus keinen massiven Eindruck macht, sondern eher einer zufälligen Vereinigung mehrerer Nervenfäden gleicht«. Eine vollständige Reduktion bei den Octopoden wäre also gar nicht sehr verwunderlich, und wir können jetzt schon mit Sicherheit annehmen, daß eine vordere Visceraliscommissur bei den Octopoden nicht existiert.

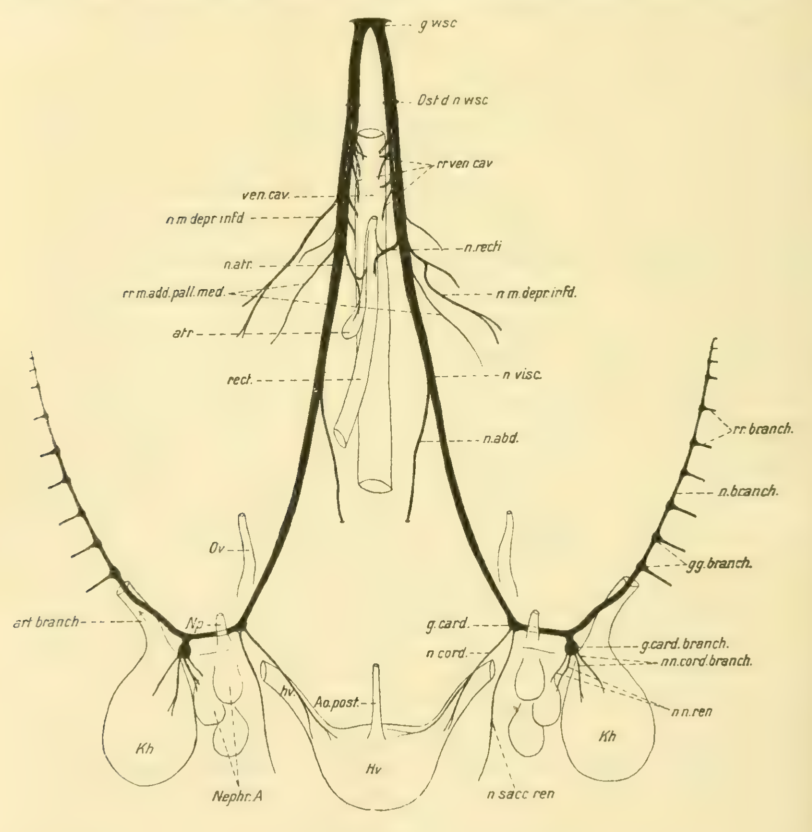
Hierzu kommt aber noch eine andre Beobachtung. RANSOM beschreibt in seiner Abhandlung »On the cardiac rhythm of Invertebrata« (1884) auf S. 267 ein kleines Ganglion im Verlauf des Visceralis bei *Octopus* folgendermaßen: »The cords (gemeint sind die Viscerales) on either side end in a small ganglion lying under the liver, from which go nerves to the body wall and the columnar muscle inserted into the mantle, ...« Nach seiner Beschreibung kann man sich

kein sicheres Bild von der Lage dieses Ganglions machen, nach der sonst übrigens recht guten Fig. 1, Pl. VII könnte es vielleicht an der Stelle der Commissur CHÉRONS liegen, mir erscheint es allerdings etwas zu weit vorn (leider sind Enddarm und Tintenbeutel nicht mit eingezeichnet). Eine derartige ganglionäre Anschwellung habe ich bei der Präparation niemals bemerkt, sie ist auch sonst nirgends für die Octopodiden oder die Philonexiden erwähnt worden; ob in histologischer Beziehung Ganglienzellen vorhanden sind, darüber habe ich in der Literatur keine Angaben gefunden.

Nun hat aber CHUN zwei derartige Ganglien bei den Bolitaeniden gefunden, interessanterweise etwa an der Stelle der CHÉRONschen Visceraliscommissur. Er beschreibt sie S. 20: »Bei beiden Gattungen schwellen nunmehr die Äste zu kräftigen, ovalen Ganglien an, die bisher bei keinem Octopoden beobachtet wurden. Sie liegen in der Höhe des Afters, den Seitenwandungen der Hohlvene dicht angeschmiegt und geben Äste sowohl zum Enddarm wie zur Hohlvene ab.« Wie ich mich an dem betreffenden mikroskopischen Präparat, das mir Herr Professor CHUN zur Durchsicht gegeben hatte, überzeugen konnte, machten diese aus dem Ganglion abgehenden Äste zunächst ganz den Eindruck einer Commissur, verloren sich aber dann in den Wänden der Vena cava, nur ein geringes Zwischenstück zwischen sich lassend. Dieser Befund CHUNS würde meiner Ansicht nach auch gegen die Annahme einer derartigen Visceraliscommissur bei den Octopoden sprechen. Nachgewiesen ist sie keinesfalls. Sie ist an ganz andrer Stelle erst viel später entdeckt worden.

Die beiden Hauptstämme der Nervi viscerales verlaufen nach Abgabe des Rectal- und Tintenbeutelnerven zunächst noch an der Seite der Vena cava nach hinten weiter und biegen dann langsam nach außen um. Der rechte Nerv liegt beim Weibchen zwischen Enddarm und Oviduct, beim Männchen lateral vom Enddarm, den er überkreuzt — wir betrachten immer von dorsal —, der linke zwischen Vena cava und Oviduct bzw. Vas deferens. Auf diese topographischen Beziehungen hat schon FREDERICQ: Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (1878) aufmerksam gemacht. Etwa beim Austritt aus dem Kanal, der durch den Musculus adductor pallii medianus gebildet wird, zweigen sich vom Hauptast zwei stärkere Nerven ab, die noch eine ziemliche Strecke nach hinten innen auf dem sog. »Diaphragma musculare« verlaufen. Sie versorgen diesen Muskel, indem sie schließlich in ihn eindringend sich darin in feine Ästchen aufsplittern. Ich will diese beiden Nerven, die ich auffallenderweise

noch nicht beschrieben finde, als Nervi abdominales bezeichnen, indem ich darauf aufmerksam mache, daß sie ihrem Ursprunge nach nicht identisch sind mit denen, die CHUN bei den Bolitaeniden beschrieben hat, obwohl auch sie die Muskulatur der inneren Bauchdecke innervieren. — Zwischen Nierenpapille und Geschlechtsausführungsgang — die erstere ist unter dem letzteren und hinter ihm gelegen —



Textfig. 4.

Übersichtsbild über das Visceralnervensystem einer weiblichen *Eledone moschata* von ventral. Vergr. etwa $1^1/_2:1$.

biegt der Nervus visceralis nach außen um und bildet, indem er am Ursprung der Kieme wieder rückwärts zieht, eine große, nach vorn offene Kurve.

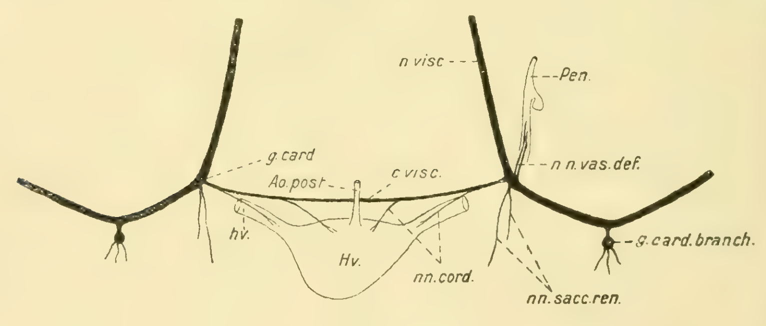
Kurz vor der Nierenpapille schwillt er in ein Ganglion auf, das CHÉRON schon gesehen hat, er nennt es Ganglion fusiforme. Dieser Name hat sich indes nicht eingebürgert, die Physiologen bezeichnen es gewöhnlich als erstes Herzganglion. Ich will es »Ganglion car-

diacum« benennen, denn es steht in engster Beziehung zur Herzinnervation. Es ist eine kleine, gewöhnlich etwas oval oder spindelförmig, wie der Name »fusiforme« sagt, gestaltete Anschwellung des Visceralis, nicht immer deutlich ausgebildet. Jedoch fand BROCK auch da, wo der Nerv makroskopisch keine Anschwellung darbot, mikroskopisch immer Ganglienzellen eingelagert. Eigentümlicherweise behauptet BROCK, der es von VAN BENEDEN beschrieben fand, CHÉRON kenne dieses Ganglion nicht.

Aus dem Ganglion cardiacum (Textfig. 4 *g.card.*) entspringen nun mehrere feine Nerven, von denen ich konstant zwei immer wieder fand, einen an den Harnsack und einen nach der Herzgegend. Der erstere (ich will ihn nur zur besseren Orientierung auf der Textfig. 4 als Nervus sacci renalis [*n.sacc.ren.*] bezeichnen), ein ziemlich langer Nerv, breitet sich median von der Nierenpapille nach hinten und etwas nach innen auf der äußeren Harnsackwandung aus. Er zog in der Richtung nach dem langen, schmalen Kiemenmuskel zu, ich habe ihn aber nicht in diesen hinein verfolgen können. Etwas weiter lateral habe ich mehrere Male ein feines Ästchen aus dem Herzganglion an die Nierenpapille abgehen sehen, hin und wieder auch noch einen Nerven an die Harnsackwandung.

Den wichtigen Herznerven, den Nervus cordis, wollen wir zunächst einmal bei *Eledone* betrachten. Er entspringt am weitesten medial vom Ganglion cardiacum, zieht medianwärts und etwas nach hinten in die Tiefe des Harnsacks und legt sich bald an die Kiemenvene an. Der Nerv zieht dann mit einem kleinen Blutgefäß, jedenfalls der Arteria cordis branchialis (nach GRIMPE: »Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalopoden«, 1913) weiter dem Herzen zu; er liegt eingeschlossen in den Hüllen des Harnsacks, die Kiemenvene und Herzvorhof umgeben, und gibt feine Ästchen an dieselben und an den Herzvorhof ab. Während ich den Nerv rechts meist nur bis an die Grenze zwischen Vorhof und Ventrikel verfolgen konnte, sah ich ihn links direkt die Ober- und Ventralseite des Herzens innervieren, manchmal sogar mit zwei Zweigen (Textfig. 4). FUCHS (Beiträge zur Physiologie des Kreislaufs bei den Cephalopoden, 1895) beschreibt sogar zwei gesonderte Nerven aus dem Herzganglion herausgehend, einen für den Vorhof und einen für den Ventrikel, dergleichen habe ich aber nicht bemerkt. Zahlreiche feine Blutgefäße begleiten den Herznerven, er läßt sich aber, obwohl er sehr dünn ist, trotzdem ganz deutlich übersehen, wenn man seinen Ursprung im Ganglion gefunden hat und ihn von da verfolgt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei *Octopus*. Die Nerven, die aus dem Ganglion cardiacum, das äußerlich meist nur wenig ausgeprägt ist, hier austreten, sind dieselben wie bei *Eledone*: ein paar Äste an die Harnsackwandung, Nerven für die Geschlechtsorgane, auf die wir später noch zu reden kommen, und endlich solche für die Herzinnervierung. Bei den letzteren ist aber insofern eine Abweichung bemerkbar, als sie sich hier von einer wirklichen Visceraliscommissur abzweigen, die zwischen den beiden Herzganglien ausgespannt ist. Appelloef hat diese interessante Commissur zuerst bei *Octopus vulgaris* entdeckt; es sei mir gestattet, die betreffende Stelle der Beschreibung, die sich auf S. 14 seiner Arbeit »Japanska Cephalopoder« (1886) befindet, in Anbetracht ihrer Wichtigkeit zu zitieren. Er sagt: »Följer man nemligen den första af de större nerver, som afgå från



Textfig. 5.

Hinterer Teil der Nervi viscerales eines männlichen *Octopus vulgaris* von ventral. Vergr. etwa 2 : 1.

gangliet, finner man, att denna går längs med gälgrenarne från aorta posterior, läggände sig tätt intil dessa. Derefter går den öfver a. posterior halt nära dess ursprung ur hjertat och förenar sig med andra sidans ganglion«. Diese Beschreibung Appelloefs ist so exakt, daß ich sie kaum besser wiedergeben kann. Ich fand denn diese allerdings ziemlich dünne, etwas über 2 cm lange Commissur bei *Octopus vulgaris* sofort wieder (Textfig. 5). Sie läuft, wenn ich's noch einmal wiederholen soll, mit der feinen Arteria cordis branchialis, um die sie sich auch einmal herumwindet, von einem Herzganglion zum andern, und überkreuzt dabei, eng den Vorhöfen und dem Herzen angelagert, die Aorta posterior bei ihrem Ursprung aus dem letzteren. Dabei gibt sie in ihrem Verlaufe einige feine Ästchen (Nervi cordis) an das Herz und die Herzvorhöfe ab (Textfig. 5). Diese Commissura visceralis macht trotz ihrer Feinheit ganz den Eindruck einer massiven.

konstanten Verbindungsbrücke der beiden Viscerales und nicht den einer zufälligen Vereinigung der Herznerven. Sie entspricht denn auch ihrer Lage nach vollkommen der Commissura visceralis posterior der Oegopsiden und Myopsiden, ist allerdings bei diesen Formen bedeutend kürzer. Bei *Sepia* entspringt aus ihr ebenfalls der Herznerv.

Ganz überraschend war nun, daß sich keine derartige Commissur bei *Eledone moschata* vorfand. Sie ist bei diesem Tiere auch noch nicht sicher festgestellt worden, APPELLOEF beschreibt sie nur für *Octopus vulgaris*. Ich habe etwa fünf Exemplare von *Eledone* daraufhin präpariert und den Herznerven bis zum Austritt der Aorta posterior, also bis in die Mediane verfolgt, konnte aber bei keinem Tiere auch nur die leiseste Spur einer Commissur entdecken, während mir das bei *Octopus* und bei *Argonauta*, wo sie äußerst fein ist, wie wir noch sehen werden, auf Anhieb gelang. Das erregt bei zwei so nahe stehenden Formen, wie *Octopus* und *Eledone*, Verwunderung. Hier würde jedenfalls nur die mikroskopische Untersuchung einmal eindeutige Auskunft geben, eventuell könnte diese Commissur ja auch im Embryonalzustand noch erhalten sein. Als einziger hat JATTA in seinem Nachlaß sie für *Eledone* beschrieben; er hat aber keinen sicheren Beweis dafür erbracht. — Bei *Argonauta argo* fand ich eine äußerst feine Visceraliscommissur, die bisher noch nicht beschrieben worden ist; für *Opisthoteuthis depressa* hat sie MEYER nicht nachweisen können, das Resultat bei *Cirroteuthis* bleibt noch abzuwarten.

Das Ganglion cardiacum steht aller Wahrscheinlichkeit nach auch in Beziehung zur Innervierung des Geschlechtsapparates. Schon CHÉRON beschreibt von ihm ausgehend einen Zweig an den Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse. Diese Nerven müssen aber sehr fein sein, und die Präparation gerade dieser Gegend, die mit Bindegewebe stark verfilzt ist, ist keine ganz leichte. Ich konnte leider weder bei Männchen noch bei Weibchen von *Eledone* und *Octopus*, so sehr ich danach gesucht habe, Nerven an den Samengang oder die Eileiter finden, nur bei einem besonders großen Männchen von *Octopus vulgaris* gelang es mir, zwei Nerven nachzuweisen (Nervi vasis deferentis, Textfig. 5), die von der lateralen Seite des Herzganglions entsprangen und sich an den Ausführungsgang der männlichen Geschlechtsdrüse anlegten. Bei *Argonauta argo* fand ich von diesem Punkte aus eine ganz deutliche Innervation des Genitaltractus. Auch RANSOM (S. 267) beschreibt uns: »a fine nerve to the generative duct« vom ersten Herzganglion aus. Diese Nerven versorgen alle den Leitungsapparat, eine direkte Innervierung des Hodens oder des Ovariums wurde bisher noch nicht

entdeckt. Die Angabe Chérons, daß vom Kiemenherzganglion ein Ast ausgehen soll, der tief in die Geschlechtsdrüse eindränge, konnte ich nicht bestätigen, obwohl auch Botazzi und Enriques in ihrer Arbeit: »Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral des Aplisies et de quelques Céphalopodes« (1900) derartige Nerven als existierend betrachten. S. 137 heißt es: »Les petits rameaux nerveux, que nous avons vus arriver du conduit, proviennent tous du ganglion cardio-branchial.« Das Experiment gibt ihnen aber nicht recht, denn die Fortsetzung lautet: »Mais la nicotinisation de celui-ci (Ganglion cardio-branchial) ne rend pas le nerf viscéral inactif.« Dies ist auch natürlich, da die Nerven nicht vom Ganglion cardio-branchiale, sondern vom Ganglion cardiacum ihren Ursprung nehmen. Endlich behauptet Jatta auf S. 31 seines Nachlasses gar, die Innervation der Geschlechtsorgane solle von der Visceraliscommissur ausgehen. »Da essa (Visceraliscommissur von *Octopus*) si staccanno due sottili filamenti nervosi, che vanno agli organi genitali.« Er wird wohl die Herznerven gesehen haben. Ich muß das aber deshalb erwähnen, weil diese Behauptung auch in Bauer, S. 181, übergegangen ist, und beide Nerven daselbst auf Fig. 10 eingezeichnet sind.

Etwa $^1/_2$ cm vom Ganglion cardiacum schwillt der Visceralis in ein zweites, viel deutlicher ausgeprägtes Ganglion auf, das sog. Kiemenherzganglion, das »ganglion du coeur branchial«, wie Chéron es nennt. Die Physiologen bezeichnen es als zweites Herzganglion. In Anbetracht dessen, daß von diesem Ganglion in der Hauptsache die Kiemenherzinnervierung erfolgt, will ich es mit dem Namen »Ganglion cardiobranchiale« (Textfig. 4 *g.card.branch.*) belegen. Es liegt in der Grube, die von Kiemenherz, Harnsack und Kiemenvene begrenzt wird. Es ist ein rundliches, knopfförmiges Ganglion von etwa Stecknadelkopfgröße mit einem Stiel mit dem Visceralis in Verbindung, der sich namentlich bei *Octopus* hervorhebt. Es ist also nicht in den Verlauf des Visceralis eingeschaltet, sondern hängt gewissermaßen an ihm. Aus ihm entspringen mehrere kurze, ganz dünne Nervenäste, stark in Bindegewebe verlagert, zwei davon treten gewöhnlich an das Kiemenherz selbst heran (Nervi cordis branchialis), zwei oder mehrere verlieren sich im Innern des Harnsackes und an den Nephridialanhängen (Nervi renales). Während also das Ganglion cardiacum nach den anatomischen Befunden hauptsächlich Harnsack, Herz und Geschlechtsapparat innerviert, versorgt das Ganglion cardiobranchiale Kiemenherz und Nieren.

Leider herrscht über die Existenz der Ganglia cardiaca und der

Ganglia cardiobranchialia bei den Decapoden noch der denkbar größte Widerspruch. Nur bei den Oegopsiden scheint das erste Herzganglion (Ganglion cardiacum) zu fehlen, weder CHUN noch RICHTER haben an dieser Stelle ganglionäre Anschwellungen gefunden. Und bekräftigt wird diese Beobachtung noch durch den Befund BROCKS (1880), der auch bei der mikroskopischen Untersuchung keine gangliösen Elemente entdecken konnte (vgl. dazu RICHTER, S. 345). Für die Myopsiden (*Sepia officinalis*) leugnet HILLIG (S. 769) ein makroskopisch sichtbares Ganglion, während JATTA und CHÉRON ein derartiges Ganglion gefunden haben, und letzterer auch mikroskopisch Gangliensubstanz nachgewiesen haben will. — Noch größer ist die Unklarheit über das Ganglion cardiobranchiale. CHUN und RICHTER kennen nur ein »Ganglion branchiale«, das aber ungefähr an der Stelle unsres Ganglion cardiobranchiale (des zweiten Herzganglions) gelegen ist. RICHTER zeichnet nun die Nerven des Kiemenherzens noch aus dem Visceralis abgehend kurz vor seinem »sogenannten« Ganglion branchiale (vgl. Fig. 12, S. 342), während CHUN einen Ast zum Kiemenherzen direkt aus dem »Kiemenganglion« hat abgehen sehen. Dieser Befund CHUNS gibt zu denken. — Dazu kommt, daß auch APPELLOEF (1889, S. 19) von einem »Kiemenherzganglion« an der Kiemenbasis spricht, worauf schon RICHTER (S. 347) hingewiesen hat. — Dagegen ist nun das »Ganglion branchiale«, welches HILLIG für *Sepia* beschreibt, sicher unserm Ganglion cardiobranchiale homolog zu setzen. Schon seine topographische Lage weist daraufhin, ebenso die Nerven, die davon ausgehen. HILLIG gibt selbst an, daß von ihm aus die Innervierung des Kiemenherzens und der Kiemengefäße erfolgt, während kein einziger Ast von hier aus die Kiemenblättchen versorgt. Das hat aber auch CHÉRON bereits gefunden, der dieses Ganglion für *Sepia* schon richtiger als »Ganglion du cœur branchial« bezeichnet. (S. 54 und Pl. II, Fig. 16.) Und JATTA nennt es ebenfalls besser zweites Herzganglion. Wenn HILLIG der »Richtigkeit der Annahme« dieses Autors hier »berechtigte Zweifel« entgegensetzt, so muß ich JATTA doch vor solcher Behauptung HILLIGS entschieden in Schutz nehmen. — Fügen wir noch hinzu, daß die eigentlichen Ganglia branchialia schon bei manchen Octopoden nicht sehr deutlich ausgebildet sind, wie wir noch sehen werden, so können sie bei den Decapoden analog dem Verhalten der Cardiaca so beschaffen sein, daß sie keine äußerlich sichtbaren Anschwellungen aufweisen und daß man ihnen infolgedessen hier keine Beachtung geschenkt hat. Ist auch die Form der Ganglia cardiobranchialia bei den Octopoden eine ganz andre als die der sog.

»Ganglia branchialia« bei den Decapoden, so ist es doch nach der topographischen Lage und der Innervationsgebiete dieser Ganglien durchaus nicht ausgeschlossen, daß wir es hier mit homologen Gebilden zu tun haben. Dann hätten wir bei sämtlichen Dibranchiaten in bezug auf Herz-, Kiemenherz- und Kiemenganglien die gleichen Verhältnisse. — Das wird aber endgültig erst eine nochmalige, vor allem mikroskopische Untersuchung aufklären.

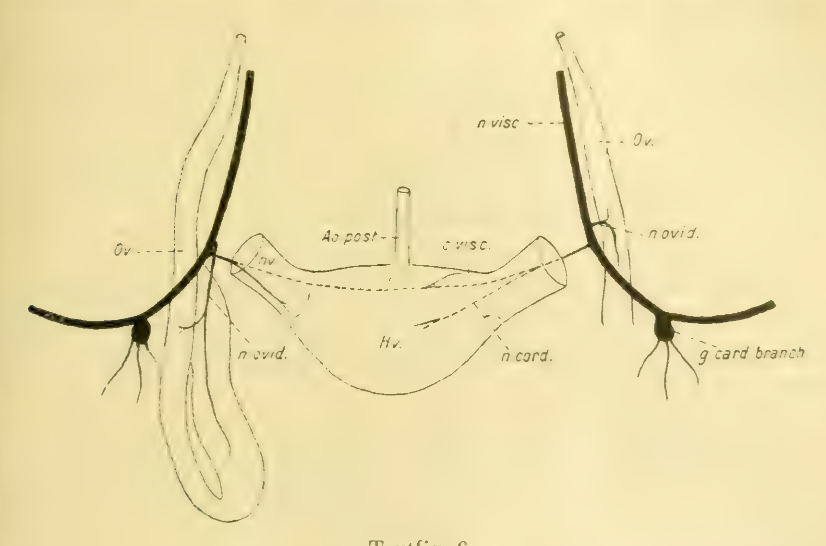
Nach Verlassen des Ganglion cardiobranchiale wendet sich der Visceralis rückläufig im Bogen wieder nach vorn und wird nun zum eigentlichen Kiemennerven, zum Nervus branchialis. Dieser läuft etwas vor und unter der Kiemenarterie an der Kiemenbasis entlang und schwillt in der Höhe jedes Kiemenblättchens in ein dreieckiges bzw. eiförmiges ganglienartiges Knötchen auf, das Ganglion branchiale. Aus diesem dringt ein Nervenzweig (Ramus branchialis) in jedes der betreffenden Kiemenblättchen ein, nicht mehrere (wie Chéron sagt). Es sind gegen zehn solcher Kiemenganglien in annähernd gleicher Entfernung vorhanden, nur gegen die Spitze der Kiemen rücken sie dann zusammen. Bei *Octopus vulgaris* fand ich die Ganglia branchialia nicht sehr deutlich ausgebildet.

Überschauen wir den Visceralis noch einmal, so sehen wir, daß er folgende Organe innerviert: Vena cava, Musculus adductor infundibuli medianus, Musculus depressor infundibuli, Tintenbeutel, Enddarm, Diaphragma musculare, Harnsack, Herz, Ausführungsgang der Geschlechtsorgane, Nierenanhänge, Kiemenherz und Kieme.

Nachtragen möchte ich hier, daß Carlson in seiner Arbeit »Comparative physiology of the invertebrate heart« (1905) die Innervierung des Herzapparates bei *Octopus punctatus* untersucht, sie aber ganz übereinstimmend mit der der Octopodiden gefunden hat.

Wir wollen jetzt kurz noch den Verlauf des Nervus visceralis bei *Argonauta* an uns vorüberziehen lassen, er ist im allgemeinen derselbe wie bei *Eledone* und *Octopus*. Der Nerv (Textfig. 1 *n.visc.*) entspringt am untersten Rande des Visceralganglions, passiert die Leberkapsel und gibt nach seinem Austritt aus derselben zunächst mehrere Nervenäste an die Vena cava ab, darauf innerviert er mit einem stärkeren Nerven den gewaltigen Musculus depressor infundibuli, mit einem schwächeren den bei *Argonauta* sehr dünnen Musculus adductor pallii medianus, mit einem Nervus abdominalis endlich die Bauchdecke. Diese Nerven entsprechen alle den gleichnamigen oben beschriebenen. Der Visceralis läuft dann an der Innenseite des Oviductes hin und gibt, bevor er diesen nach außen kreuzt, zunächst

Äste an den Geschlechtsausführungsgang ab (Textfig. 6 *n.ovid.*), die hier sehr deutlich zu sehen waren, rechts einen, der unter der Visceraliscommissur nach hinten zieht, den umgebogenen Schenkel des Oviductes innerviert und vorher noch mit einem feinen Zweig die Endschenkel versieht, links einen, der lateral ziehend sich dem Eileiter anlegt und sich in einen nach vorn und einen nach hinten gerichteten Zweig spaltet (Textfig. 6). Kurz darauf verbinden sich beide Viscerales, ohne eine deutliche Anschwellung an der Stelle des Ganglion cardiacum erkennen zu lassen, durch eine Commissura visceralis miteinander. Diese läuft als ein äußerst dünner Faden an der Dorsal-



Textfig. 6.

Hinterer Teil der Nervi viscerales einer weiblichen *Argonauta argo* von ventral. (Die Strichelung der Commissur und des Herznerven deutet die dorsale Lage an.) Vergr. etwa $2^1/_2$: 1.

seite der Herzvorhöfe und des Herzens in ziemlich gerader Richtung von einem Herzganglion zum andern. Die Commissur liegt der Herzwandung direkt an und läßt sich nicht von ihr abheben, man sieht sie wegen ihrer Feinheit nur, wenn man sehr aufmerksam beobachtet, an einzelnen Stellen muß man das Tier verschiedentlich nach dem Lichte drehen, um ihren Verlauf zu übersehen. Es ist aber eine sehr deutliche Verbindung. Auf der rechten Seite zweigt sich von ihrem Ursprung ein feiner Nerv ab, der sich auf die Ventralseite des Herzvorhofs verfolgen läßt, auf der linken Seite ein längerer, der auf der Dorsalseite bis in die Herzwandung verstreicht (Textfig. 6). Die Länge der Commissur maß 2 cm. — Der Visceralis selbst kreuzt nun ventral

den Oviduct und bildet $^1/_2$ cm vom Herzganglion entfernt das Kiemenherzganglion, das hier durch seine Größe auffällt, und von dem Nerven an das Kiemenherz und den Harnsack abgegeben werden. Dann wendet er sich als Nervus branchialis der Kieme zu und gibt an die einzelnen Kiemenblättchen kleine Nerven ab (Rami branchiales), ohne deutliche Anschwellungen von Kiemenganglien aufzuweisen. — Den Hauptverlauf des Visceralis hat bereits VAN BENEDEN bei *Argonauta* ziemlich genau geschildert.

MEYERS Beschreibung des Visceralis von *Opisthoteuthis depressa* deckt sich in den Grundzügen mit der der übrigen Octopoden. Ein Ganglion cardiacum erwähnt er nicht, wohl aber das Ganglion cardiobranchiale. Abweichend verhält sich einzig und allein der eigentliche Kiemennerv, der sich nach einer kleinen ganglionären Anschwellung in zwei Äste teilt, die rechts und links von der Kiemenarterie über die Kiemenmilz verlaufen, und in die kleine Ganglien eingeschaltet sind. — Eine derartige Teilung des Kiemennerven ist bisher noch nicht bei den übrigen Octopoden nachgewiesen worden.

Bei *Eledonella* beschreibt uns CHUN einen Nervus visceralis, der eine ziemlich lange Strecke unpaar verläuft. Das ist, soviel ich aus MEYER herauslese, auch bei *Opisthoteuthis* der Fall, ebenso hat EBERSBACH für *Cirroteuthis* nur einen Visceralis abgehen sehen, der sich erst später teilt.

Im Anschluß an den Visceralis sei mir noch eine kurze Bemerkung gestattet über die sog. »Nervi somatici«, die JATTA in seinem Nachlasse beschreibt. BAUER hat das Wesentliche daraus auf S. 177 und 178 wiedergegeben. Ich wurde erst beim Zusammenschreiben der Arbeit auf sie aufmerksam. Aus dem Visceralganglion, den Mantelconnectiven und den Visceralnerven entspringend sollen sie den vorderen, mittleren und hinteren Teil der Körperwand versorgen. Es ist mir ganz rätselhaft geblieben, welche Nerven JATTA darunter verstehen könnte, auf Abbildungen sind sie leider nicht mit Namen verzeichnet. HILLIG hat, wie er auf S. 775 angibt, trotz genauester Nachprüfung derartige Nerven nicht finden können. Auch die neueren Arbeiten von CHUN und RICHTER geben mir keinen Schlüssel. Ich muß mich begnügen, sie hier der Vollständigkeit halber mit zu erwähnen, ohne auch nur eine annähernd sichere Deutung von ihnen geben zu können.

10. Nervus infundibuli posterior.

Der hintere Trichternerv (Taf. XIII, Fig. 2 und Textfig. 7 *n.infd. post.*) entspringt an der untersten Spitze des Visceralganglions zu-

sammen mit dem Visceralis und dem Nervus venae cavae posterior, und zwar mit letzterem am weitesten nach außen und vorn, während der Visceralis ganz innen etwas isoliert abgeht. Mit dem Nervus venae cavae posterior durchbricht er die Gehirnkapsel und läuft eng angeschmiegt an ihn in der Leberkapsel schräg nach hinten, unten und außen. Bis zum Austritt aus der Leberkapsel ist er bei *Eledone* mit dem Nervus venae cavae posterior verwachsen, doch leicht von ihm bis zum Ursprung zu trennen. Man könnte bei flüchtiger Beobachtung beide Nerven für einen halten, weshalb CHÉRON diesen jedenfalls übersehen hat. Er ist etwas plattgedrückt, der schwächste dieser drei Nerven, auch bedeutend schwächer als der vordere Trichternerv. Beide Nerven verlassen dann die Leberkapsel in einem Loch, der Trichternerv hat außerdem noch den Musculus adductor pallii medianus zu passieren. Darauf dringt er, dünner werdend, in den hinteren Teil der Trichtermuskulatur ein, und zwar dort, wo das innere Blatt des Collaris an dem Trichter ansetzt, durchbohrt dies bei seinem Ansatz und splittert sich in der Muskelsubstanz in dünne Ästchen auf, die das innere Blatt des Collaris und den hinteren, lateralen, mehr dorsalen Teil des Trichters versorgen; ein stärkerer Ast geht nach dem Trichterschließmuskel. Der Nerv kann aber auch vorn in dem Winkel zwischen Ansatz des Collaris und Trichters verlaufen, versorgt auch hier das innere Blatt mit mehreren Zweigen, während ein stärkerer vorderer Ast in der Richtung des Trichterschließapparates zieht, in den hinein ich ihn verfolgt habe. Beide Arten der Innervierung habe ich beobachtet, die erstere ist auf Textfig. 7 abgebildet. Der hintere Trichternerv versorgt also das hintere Drittel des Trichters, hauptsächlich den lateralen und dorsalen Teil, dazu eine Partie des Collaris und den Trichterschließapparat.

Von CHÉRON haben wir schon eine kurze, ziemlich wahrheitsgetreue Schilderung dieses Nerven erhalten. Er nennt ihn »nerf postérieur de l'entonnoir«. BROCK (1880) hat ihn dann auch bei den Philonexiden als »Nervus infundibuli inferior« festgestellt.

Bei *Argonauta* ist der Nervus infundibuli posterior (Textfig. 1) ein dünnerer Nerv, der kurz vor dem Visceralis entspringt, die Leberkapsel schräg nach außen hinten durchsetzt und schließlich in dem Winkel, wo der Collaris mit dem Trichter verwachsen ist, endet. Er innerviert das hintere, obere Trichterdrittel und verzweigt sich in der Richtung auf den Trichterschließapparat, in den ich ihn hier aber nicht habe verfolgen können.

Der gleichnamige Nerv von *Opisthoteuthis depressa* entspricht

zweifellos unserem hier beschriebenen. Wenn MEYER angibt, »er verliert sich in den vorderen Partien der unteren Trichterwand«, so handelt es sich dabei natürlich um die Orientierung nach HESCHELER, nach unsrer Orientierung würde das gleichbedeutend mit der hinteren Partie sein. Der Nerv soll bei *Opisthoteuthis* den Musculus adductor infundibuli mit seinen Fasern versorgen, bei den Octopodiden geschieht dies, wie wir später noch sehen werden, durch den Nervus infundibuli anterior.

11. Nervus venae cavae posterior.

Dieser Nerv (Taf. XIII, Fig. 2 *n.ven.cav.post.*) ist CHÉRON unbekannt. Er entspringt zwischen Nervus infundibuli posterior und Nervus visceralis als ein plattgedrückter Strang, der etwas stärker ist als der hintere Trichternerv. Innig dem letzteren angelagert, durchbricht er mit ihm die Leberkapsel. Dann spaltet er sich in zwei Nervenäste, von denen bald der vordere, bald der hintere an Stärke überwiegt. Der vordere Ast mündet in die seitliche Außenwand der Vena cava ein und ist dort nicht weiter zu verfolgen. Der hintere verläuft schräg nach hinten und legt sich ebenfalls der Vene an. Nach dem Durchbruch des Trichternerven durch die Leberkapsel sehen wir noch ein sehr feines Nervengeflecht von ihm nach hinten an die Außenseite der Leberkapsel abgehen, das den Adductor pallii medianus durchbohrt und sich in dem Winkel zwischen Leberkapsel und Trichter aufzweigt. Es verliert sich dort im Bindegewebe, seine Bedeutung ist mir unbekannt. Der ganze Nerv spaltet sich leicht in einzelne Stränge auf.

Trotzdem der Nervus venae cavae posterior so innig dem Nervus infundibuli posterior angelagert ist, muß man ihn wohl als selbständigen Nerven auffassen, denn man kann ihn bis zu seinem Ursprung aus dem Gehirn leicht vom hinteren Trichternerven trennen, und dann haben beide Nerven auch ein ganz anderes Innervationsgebiet. Er existiert allerdings nur bei *Eledone moschata*. Bei *Octopus* und *Argonauta* habe ich diesen Nerven vergeblich gesucht, im Laufe der Beschreibung des Visceralis war davon schon einmal die Rede. Auffallend dagegen ist, daß ein derartiger Nerv bei *Opisthoteuthis* existiert, MEYER bezeichnet ihn auch als Nervus venae cavae. Er entspringt von demselben Punkt zwischen Eingeweide- und hinterem Trichternerv, ist aber nur unpaar vorhanden.

Schließlich sei noch erwähnt, daß sich die beiden letztgenannten Nerven innig aneinander gelagert auch bei *Sepia* finden, und daß

sie ihrem Ursprunge und Verlaufe nach vollkommen identisch mit den meinigen sind (Nervus venae cavae posterior mihi = Nervus venae cavae anterior HILLIG). Dies würde eine gewisse Bekräftigung meiner Angaben für *Eledone* sein. Wie sich ihr Fehlen bei *Octopus* und *Argonauta* erklären läßt, vermag ich nicht zu sagen. Ich glaube aber nicht, daß ich sie übersehen habe.

12. Nervus venae cavae anterior.

Der Nervus venae cavae anterior (Taf. XIII, Fig. 2 *n.ven.cav.ant.*) entspringt vom Ganglion viscerale zwischen Visceralportion und dem vorderen Trichternerven, beide Nerven in der Mediane direkt nebeneinander. Gleich nach Austritt aus dem Gehirn tritt er in den Knorpel ein und verläuft in einem langen Kanal zwischen den beiden Gehörkapseln nach vorn, dann wendet er sich nach unten. Er gelangt dort in unmittelbare Nähe des vorderen Trichternerven, von dem er zunächst durch eine dreieckige Knorpelmasse getrennt war, dann verlaufen beide Nervi venae cavae anteriores den Trichternerven angeschmiegt nach unten, direkt nebeneinander. Nach Verlassen des Kanals biegt sich der Nerv etwas nach hinten um und verzweigt sich in der Wand der großen Vene. Dabei gibt er gewöhnlich einen kleinen Ast nach vorn ab, einen andern nach unten an die Venenwand, während der Hauptast sich nach hinten verteilt. Ein Weiterverfolgen auf der dünnen Venenwand ist unmöglich. Beide Nerven, die mit die schwächsten des Gehirnes darstellen, sind von vorn nach hinten etwas plattgedrückt. Sie treffen in der Mitte der Vene oben zusammen und legen sich glatt an die Venenwand an.

Bei CHÉRON finden wir diesen Nerven als »Nerf de la grande veine« bezeichnet. Seine Behauptung, daß beide »quelquefois au nombre de deux de chaque côté« entsprängen, habe ich niemals bestätigt gefunden. — Für *Argonauta* (Textfig. 1) gilt dasselbe, was ich für die Octopodiden beschrieben habe. Dagegen findet sich bei *Opisthoteuthis* und den Decapoden kein homologer Nerv.

c. Nerven des Ganglion pedale.

13. Nervus staticus.

Der Nervus staticus (Taf. XIII, Fig. 2 *n.stat.*) entspringt mit zwei Wurzeln aus dem hinteren Teile des Pedalganglions vom seitlichen Rande des Gehirns nahe der Ventralseite gelegen. Direkt davor ist der Austritt des Nervus ophthalmicus inferior, wieder davor etwas weiter entfernt wurzelt in gleicher Höhe der Nervus oculomotorius

anterior. Beide Nerven, die nur $^1/_4$—$^1/_2$ mm an ihrer Ursprungsstelle voneinander entfernt sind, treten sofort abwärts in den Knorpel ein, der hier dem Gehirn sehr fest anliegt, und mit dem auch das Gehörbläschen an dieser Stelle verwachsen ist. Die Länge der Nerven bis zu ihrer Ausbreitung auf der Statocyste beträgt nur 1 mm; sie verlaufen ganz im Knorpel und sind kaum intakt herauszupräparieren, doch läßt sich ihr Verlauf im Knorpel ganz gut übersehen. Chéron und die übrigen Autoren sprechen von einem statischen Nerven, der sich sofort nach seinem Austritt aus dem Gehirn in zwei Äste teile, ich konnte analog dem Befunde von Hillig bei *Sepia* verschiedentlich deutlich zwei getrennte Wurzeln des Nerven sehen, möchte aber beide nur als einen einzigen Nerv, den Nervus staticus, auffassen. Der vordere Nerv, im Knorpel etwas nach vorn gerichtet, tritt an die Vorderseite der Statocystenwand heran und läuft platt werdend, während er erst dünn und rundlich war, bis zur Mitte der Macula statica. Dies würde also der Nervus maculae staticae sein. Der hintere Nerv, im Knorpel etwas nach hinten gewendet, innerviert die Crista statica als Nervus cristae staticae. Beide Nerven sollen nach Hamlyn-Harris (1903) die Blasenwand durchbrechen und an der Innenseite der Statocyste bis zu den Reiz percipierenden Organen verlaufen.

Den Nervus staticus haben für die Octopodiden außer andern Autoren schon Chéron (Bezeichnung: Nerf auditif), Owsjannikow und Kowalewsky (Gehörnerven), Hamlyn-Harris (statischer Nerv) und Jatta in seinem Nachlasse (Nervi acustici) beschrieben.

Der Nervus staticus von *Argonauta argo* (Textfig. 1) verläßt das Ganglion pedale mit zwei deutlich getrennten Wurzeln, die auch etwas länger sind als bei *Eledone* und *Octopus*. Der vordere innerviert die Macula, der hintere die Crista statica.

Opisthoteuthis und *Cirroteuthis* zeigen in bezug auf die Innervation der Statocyste dieselben Verhältnisse, Meyer beschreibt einen nicht sehr starken Nervus staticus, der sich erst später in zwei Äste teilt, während Ebersbach für *Cirroteuthis* zwei von den Wurzeln aus getrennte Äste fand. Sie münden an derselben Stelle ins Pedalganglion wie bei den oben besprochenen Formen.

Endlich hat Chun bei den Bolitaeniden einen Nervus staticus entdeckt, der sogar mit drei Wurzeln von den seitlichen Ventralflächen des Ganglion pedale ausging. Ein Ast, der mittelste, innerviert die Macula, die beiden andern die Crista statica.

So haben wir im Nervus staticus einen äußerst konstanten Nerv

vor uns, der bei allen Octopoden an derselben Stelle entspringt und auch dasselbe Verbreitungsgebiet hat.

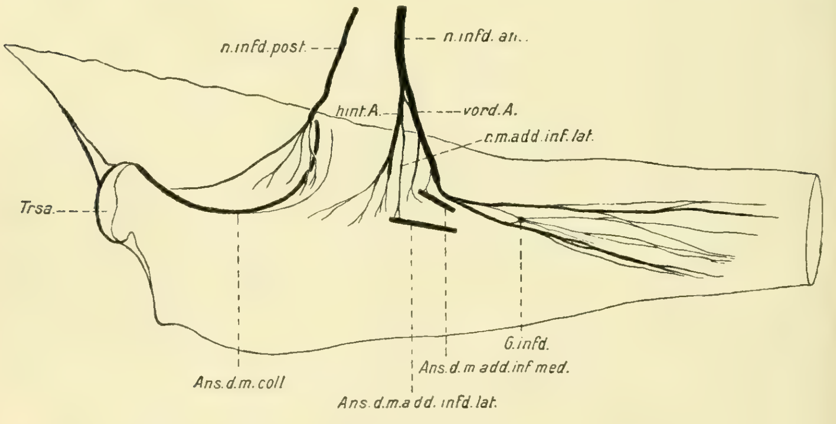
14. Nervus infundibuli anterior.

Der vordere Trichternerv (Taf. XIII, Fig. 2 und Textfig. 7 *n.infd. ant.*) hat seinen Ursprung in der Mitte der Unterschlundmasse kurz hinter dem Ophthalmicus inferior, direkt medial vom Abgang des Nervus staticus. Es ist nach den Armnerven, dem Visceralis, dem Pallialis und dem Opticus der stärkste Nerv des Gehirns. Beide Nervi infundibuli anteriores sind an ihrem Ursprung nur durch die Brachialarterien getrennt und haben noch einen ziemlich langen Verlauf nach ventral, ehe sie in die Trichtermuskulatur eindringen. Der Nerv zieht in seinem weiteren Verlauf an der medialen und Vorderseite der Gehörkapsel direkt nach unten, dabei liegt ihm an seiner Innenseite die gewaltige Vena cava an, die hier kurz darauf in die Tiefe unter die Leberkapsel herabsteigt, an seiner Außenseite später der Musculus adductor pallii medianus. Mit dem Nerven verläuft die Trichterarterie, erst median, bald aber direkt vor ihm.

An der Oberseite des Trichters angekommen, spaltet sich der Nerv zunächst in zwei Äste, einen vorderen stärkeren und einen hinteren schwächeren. Der vordere Ast wendet sich der Innenseite des kleinen Musculus adductor infundibuli medialis angelagert etwas nach vorn, gibt dabei eine kleine, schräge Commissur nach dem hinteren Aste ab und innerviert mit einem sehr feinen Zweig den eben erwähnten Muskel, dann dringt er mit einem scharfen Knick nach vorn (Textfig. 7), direkt median vom Ansatze dieses Muskels in die Trichtermuskulatur ein und zieht nun in der Richtung des Trichters zwischen der äußeren Längs- und der inneren Ringmuskelschicht nach vorn, indem er zugleich bedeutend dünner wird. Dabei wird er außen durch die Trichterarterie gekreuzt, die annähernd dem Verlaufe des hinteren Nerven folgend ebenfalls in der Muskelsubstanz verschwindet. Der Nerv selbst teilt sich in der Muskulatur meistenteils wieder in zwei Hauptäste, die sich zahlreich ramifizierend und reichlich Anastomosen bildend auf der Seitenwand des Trichters ausbreiten, wodurch diese ganze Partie mit einem dichten Nervennetze übersponnen wird. Wie Chéron schon richtig sagt, versorgen sie die beiden vorderen Drittel des Trichters. Sie lassen sich bis fast an die Spitze desselben, wo ein Ringmuskel den Abschluß bildet, verfolgen. Man kann sie durch Abreißen der oberen Muskelfasern leicht freilegen. In dem Nervenverlauf ist eine kleine ganglionäre Anschwellung eingeschlossen, das Trich-

terganglion = Ganglion infundibuli, indem im mittleren Teile des Nervenflechtwerks zwei Fädchen sich vereinigen und das Ganglion bilden, das nach vorn wieder einen oder mehrere Nervenzweige abgibt. CHÉRON hat dieses Ganglion nur bei *Eledone* beobachtet, während er es für *Octopus* in Abrede stellt. Ich konnte es aber auch bei dieser Form nachweisen.

Der hintere Hauptast des Trichternerven gibt gleich bei der Teilung einen langen Nervenfaden an den großen Musculus adductor infundibuli lateralis ab, der von der Leberkapsel entspringend, schräg nach vorn verstreicht und seinen Ansatz mit einer Verbreiterung direkt außen von dem des Adductor infundibuli medialis hat. Dieser Zweig, Ramus musculi adductoris infundibuli lateralis, tritt nahe am



Textfig. 7.

Trichterpartie mit Nerven von *Eledone moschata* von der rechten Seite. (Der Trichter ist bei seinem Ansatz am Körper und Kragen abgelöst.) Vergr. etwa $1^1/_2:1$.

Ansatz des Muskels von innen in ihn ein. Hierauf spaltet sich der Hauptnerv bald in zwei Äste, die, indem sie sich wieder teilen und dünner werden, in gleicher Höhe in die Muskulatur eindringen. Sie haben nur einen kurzen Verlauf und versorgen den hinteren Teil des mittleren Trichterdrittels. Die Nervenäste und der Nerv in seinem unteren Teile sind von einem reichen Blutgefäßplexus umflochten.

Einen ähnlichen Verlauf nimmt auch der vordere Trichternerv bei *Argonauta argo* (Textfig. 1). Analog der Größe des Trichters bei dieser Form ist es ein äußerst kräftiger Nerv, der den Armnerven an Stärke nicht viel nachgibt. Er entspringt etwa in der Mitte der Unterschlundmasse aus dem Pedalganglion, zieht an der Innen- und Vorderseite der Gehörkapsel nach unten und teilt sich dann in zwei

gleichstarke Äste, einen hinteren, der mit einem Zweig den Musculus adductor infundibuli lateralis innerviert, und einen vorderen, der am Ursprung des Musculus adductor infundibuli medialis in die Muskulatur eindringt. Beide Äste ramifizieren sich stark und versorgen die vorderen zwei Trichterdrittel. Ein Ganglion infundibuli habe ich hier nicht bemerken können.

Auch bei *Opisthoteuthis depressa* entspringt der Nervus infundibuli anterior an derselben Stelle »und verläuft, hin und wieder einen Zweig abgebend, an die Spitze des Trichters«.

Über diesen wichtigen vorderen Trichternerven sind wir in der Octopodenliteratur außer durch eine kurze Angabe in JATTAS Nachlaß und CHÉRONS Beschreibung noch nicht unterrichtet worden. CHÉRON stellt zwar den Hauptverlauf des »Nerf antérieur de l'entonnoir« richtig dar, doch kann man sich im einzelnen aus seiner Schilderung desselben kein klares Bild machen. Ich hoffe dem durch die beigegebene Zeichnung (Textfig. 7) einigermaßen abgeholfen zu haben.

15. Nervus musculi adductoris pallii mediani.

Mit dem Nervus infundibuli anterior, aber an seinem Ursprung völlig von ihm getrennt, entspringt bei *Eledone* und *Octopus* ein zweiter Nerv, der weit dünner ist, der Nervus musculi adductoris pallii mediani (Taf. XIII, Fig. 2 *n.m.add.pall.med.*). Er verläßt das Ganglion pedale direkt vor dem vorderen Trichternerven, dringt alsbald in den Knorpel ein und zieht an der Innenwand der Gehörkapsel in einem etwa $3^1/_2$ mm langen Kanal nach abwärts. Kurz nach seinem Ursprung fand ich des öfteren eine Anastomose, die schräg nach dem vorderen Trichternerven abging. Der Nerv liegt ziemlich oberflächlich im Knorpel, man kann ihn seiner ganzen Länge nach durch die Innenwand der Gehörkapsel hindurchschimmern sehen. Nach seinem Austritt aus dem Knorpel biegt er etwas nach hinten um und spaltet sich in zwei Ästchen, die sich im Musculus adductor pallii medianus verzweigen, der hier nach vorn zieht und mit zwei Portionen an dem ventralen Armpaar ansetzt. Topographisch betrachtet, läuft der Nervus musculi adductoris pallii mediani etwas weiter lateral als der vordere Trichternerv; das ist natürlich, da ja die beiderseitigen Muskelzüge des Adductor pallii medianus lateral von den Trichternerven liegen und durch diese auch voneinander geschieden werden. Dabei kreuzt er in seinem Laufe den Trichternerven, wie dies aus Taf. XIII, Fig. 2 ersichtlich ist.

Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich den eben geschilderten

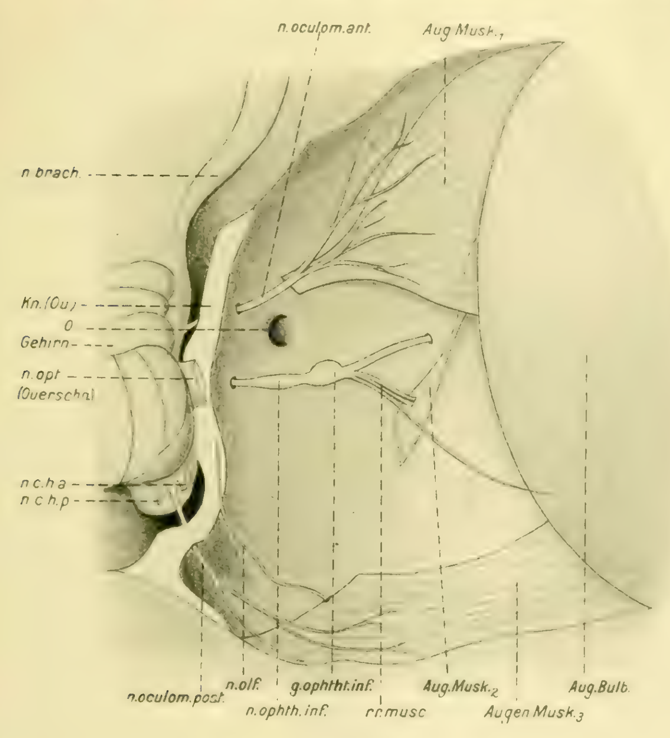
Nerven bei Chéron als Ast des Trichternerven beschrieben finde. Chéron sagt nämlich S. 29: »Dès son origine (Nervus infundibuli anterior), il s'engage dans un canal creusé verticalement dans le cartilage, en dedans et en avant des cavités auditives, et fournit une branche grêle qui se porte en avant et en bas. Elle traverse le cartilage dans un canal long et étroit, et se distribue aux muscles, qui unissent l'entonnoir à la tête sur la ligne mediane.« — Da es aber ein ganz selbständiger Nerv ist, der mit der Trichterinnervation gar nichts zu tun hat, sondern nur den Musculus adductor pallii medianus versorgt, habe ich ihn auch nach diesem seinen Verbreitungsgebiet benannt. Er ist bei den übrigen Octopoden nicht bekannt, soviel ich weiß, auch nicht für die Decapoden.

16. Nervus ophthalmicus inferior.

Der untere Augennerv (Taf. XIII, Fig. 2 und Textfig. 8 *n.ophth. inf.*) entspringt wieder etwas weiter vorn aus dem Pedalganglion, etwa in gleicher Höhe mit dem vor ihm liegenden Oculomotorius anterior. Er tritt sofort in den Knorpel ein, verläuft darin eine Spur schräg nach vorn und wendet sich nach Verlassen des Kanals senkrecht zum Gehirn nach außen, indem er sich sofort sehr verbreitert. Dieser Nerv ist etwas stärker und breiter als der Nervus oculomotorius anterior, dorsoventral plattgedrückt und auch etwas länger bis zu seiner Aufzweigung. Kurz vor derselben bildet er an seinem vorderen Rande ein Ganglion aus, das ebenfalls ganz plattgedrückt ist und sich in Form einer halben Ellipse an ihn anlegt, so daß es den Anschein hat, als ob die eigentlichen Nervenfasern hinter dem Ganglion vorbeizögen. Das Ganglion hebt sich auch durch einen gelblichen Ton von dem mehr weißlichen Nerven ab; wir nennen es Ganglion ophthalmicum inferius.

Nach Verlassen dieses Ganglions teilt sich der Nerv in mehrere Äste, der Hauptstamm zieht weiter nach außen, etwas nach vorn, durchbricht in einem Foramen den Orbitalknorpel und verläuft zunächst an der Unterseite des Knorpels, also extraorbital, analog dem Nervus ophthalmicus superior posterior in der Richtung nach dem Augenlid. Ich konnte auch beobachten, daß der Nerv vor seinem Durchtritt durch die Kapsel sich in zwei annähernd gleich starke Zweige gabelte, die in zwei Löchern die Orbita durchbrachen und sich dann wieder zu einem einzigen Nerven vereinigten. Dieser Nerv gibt kurz nach Verlassen der Kapsel oft einen feinen Zweig nach vorn außen an das Gewebe der Augenkapsel ab. Der eigentliche Ophthal-

micus inferior zieht in dem Bindegewebe unter der Augenkapsel hin, legt sich auf die längsgerichteten Fasern der unteren Nuchalispartie und teilt sich hier in zwei bis drei feine Ästchen, die sich bis zum unteren Augenlid verfolgen lassen und sich wieder verzweigen. Sie versorgen die hintere, untere Hälfte des Augenlides. Die Äste müssen in ihrem letzten Teile sich wieder etwas nach oben wenden. Dieser Nerv ist also vollkommen konform dem hinteren, oberen Ophthal-



Textfig. 8.
Untere Augennerven und Geruchsnerv von *Eledone moschata* von dorsal. (Das Ganglion opticum ist am Opticus abgeschnitten und weggenommen, ebenso der darunter liegende »weiße Körper«. Der Augenbulbus ist zur Seite gezogen.) Vergr. etwa 6 : 1.

micus, sowohl in seiner topographischen Lage, als auch in der Art seiner Verbreitung. Einen Ramus iridicus, analog dem aus dem Ganglion ophthalmicum superius, konnte ich allerdings, trotzdem ich mein Augenmerk darauf gerichtet habe, nicht entdecken.

Kehren wir zum Ganglion ophthalmicum inferius zurück, so bemerken wir noch andre Äste, die es mehr nach hinten außen gerichtet verlassen. Es sind das ein oder zwei Rami musculares, die ganz typisch einen schmalen, langgestreckten Augenmuskel (Textfig. 8 *Aug.Musk.*$_2$)

versorgen, der schräg von hinten innen, wo er am Knorpel entspringt, nach vorn außen zieht und dort unter dem noch zu erwähnenden Fächermuskel am Augenbulbus ansetzt. Der Ramus muscularis des Ophthalmicus inferior ist ein etwas breitgedrückter Nerv, der in den hinteren Teil des eben erwähnten Muskels eintritt. Schließlich habe ich am weitesten nach hinten einen langen, sehr dünnen Ast beobachtet, der in dem Bindegewebe und den feinsten Muskelfasern des Augenbulbus sich verlor.

Chéron beschreibt die »Nerfs ophthalmiques inférieurs« nur mit wenig Worten und behauptet unter anderem, daß bei *Eledone* drei Paar derartiger Nerven exstieren sollen, was aber niemals zutrifft. Für *Octopus* gibt er wieder richtig deren Zweizahl an. Er bezieht also in sie den nachher zu besprechenden Nervus oculomotorius anterior ein. — Bei der Besprechung der Ophthalmici superiores haben wir uns schon des längeren bei den interessanten Augennerven aufgehalten und ihre eventuelle physiologische Bedeutung gestreift. Ich möchte an dieser Stelle nur noch einmal auf die eigentümlichen Ganglia ophthalmica aufmerksam machen, die den Decapoden scheinbar ganz fehlen. Ihre Bedeutung ist noch unbekannt.

Für etwaige physiologische Experimente will ich hier nur kurz noch anfügen, daß man die beiden Nerven leicht freilegen kann, wenn man, nachdem von dorsal bis aufs Ganglion opticum präpariert worden ist, den Stiel desselben nebst Olfactorius an seinem Ursprung durchschneidet, das Sehganglion und den Augenbulbus nach außen emporschlägt und den darunter befindlichen »weißen Körper« vorsichtig entfernt. Dann sieht man gewöhnlich schon in der vorderen Hälfte der Orbita die beiden Nerven durch das feinfaserige Bindegewebe hindurchschimmern, von dem sie noch bedeckt werden. Das Präparat, nach dem Textfig. 8 gezeichnet wurde, habe ich auf diese Weise angefertigt, es zeigt die Nerven in ihrer natürlichen Lage.

Auch bei *Argonauta argo* findet sich der Nervus ophthalmicus (Textfig. 1) vor und hat denselben Ursprung und Verlauf, wie bei *Eledone* und *Octopus*. Nur habe ich an ihm, ebenso wie auch an dem Ophthalmicus superior posterior, kein Augenganglion bemerkt. Bevor er die Orbita durchbricht, gibt er einen dünnen Ast an den hier bedeutend breiteren Augenmuskel ab, der dem schmalen, langgestreckten der Octopodiden entspricht. Nach Verlassen der Augenkapsel teilt sich der Nerv in zwei Zweige, die den hinteren Teil des unteren Augenlides innervieren.

Ganz entschieden ist dieser Nerv auch identisch mit dem gleich-

namigen, den MEYER für *Opisthoteuthis* beschrieben hat, sogar der Muskelast ist an ihm vorhanden. Dagegen fehlen *Opisthoteuthis* wieder beide Ganglia ophthalmica.

17. Nervus oculomotorius anterior.

Dieser Nerv (Taf. XIII, Fig. 2 und Textfig. 8 *n.oculom.ant.*) wurzelt als vorderster im Fußganglion, etwa auf der Grenze zwischen Ganglion brachiale und pedale unter dem Foramen cerebri. Er zieht zunächst zwischen Gehirn und Kapsel etwas nach vorn, durchbricht dann schräg nach außen in einem ziemlich langen Kanal den gemeinsamen Orbital- und Gehirnknorpel und verläuft als platter, bandförmiger, ziemlich breiter Nerv an der unteren Innenseite der Orbita etwas schräg nach vorn außen. Schließlich spaltet er sich nach kurzem Verlaufe in seine Endäste auf. Er teilt sich dort zunächst in etwa drei Hauptzweige, die auch unter sich wieder Anastomosen eingehen können. Der vorderste versorgt Knorpel und Bindegewebe, in der Hauptsache aber, wie auch die beiden folgenden Äste, einen breit ausgespannten, fächerförmigen Augenmuskel (Textfig. 8 *Aug.Musk.*$_1$), der mit einem schmalen Ursprung an der Innenseite der Orbita inseriert und in die vordere, untere Partie des Bulbus flächenförmig ausstrahlt. Der Nerv, der in seinem ganzen Verlaufe in fasrigem Bindegewebe unter dem »weißen Körper« verläuft, liegt also mit seinen Verzweigungen am weitesten nach innen, unten und außen von ihm der fächerförmige Muskel, dann Bindegewebe und Knorpel. Die einzelnen Äste des Nerven teilen sich bald wieder und dringen zwischen die einzelnen Muskelbündel ein, wo sie sich verlieren, der Nerv ist also ein reiner Oculomotorius, Äste an die Argentea habe ich von ihm aus nicht bemerken können. — Den Nerven begleitet ein Blutgefäß, das etwas vor ihm gelegen ist und sich zwischen seinen mittleren Ästen hindurch ebenfalls an den Muskel wendet.

Für *Argonauta argo* konnte ich den Nervus oculomotorius anterior (Textfig. 1) als einen schönen, starken Nerven nachweisen, der an der Grenze zwischen Brachial- und Pedalganglion entspringt. Nach Durchbruch durch die Augenkapsel teilt er sich in mehrere starke Äste, die in dem fächerförmigen Muskel verschwinden, der fast genau so gestaltet ist wie bei *Eledone*.

Bei *Opisthoteuthis* endlich finden sich zwei Nervi oculomotorii inferiores, ein anterior und ein posterior. Die Ursprungsstellen decken sich nur ungefähr mit denen bei den Octopodiden und *Argonauta*, die Nerven entspringen aber hier viel höher. Ihrem Verbreitungs-

gebiet nach dürften sie aber dem Nervus oculomotorius anterior identisch sein.

d. Nerven des Ganglion brachiale.

18. Nervi brachiales.

Die Armnerven und überhaupt die Arme der Cephalopoden sind schon mehrfach der Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Wir wollen hier im Zusammenhang noch einmal ihren Verlauf feststellen.

Die Nervi brachiales (Taf. XIII, Fig. 1, 2 *n.brach.* 1, 2, 3, 4) entspringen jederseits aus dem Vorderrand des Ganglion brachiale als vier kräftige, bandförmig gestaltete Stämme, die sofort die Knorpelkapsel durchbrechen und nun in die Buccalhöhle gelangen. Sie verlaufen dabei an der Innenwand der Pfeilermuskulatur, dem Sinus buccalis aufgelagert. Das erste Armnervenpaar wendet sich nach der Dorsal-, das vierte nach der Ventralseite, beide Paare sind ziemlich gleichartig gestaltet. Nach kurzem Verlaufe biegen sie im Bogen nach außen (Taf. XIII, Fig. 1), verbreitern sich dabei sehr und ziehen nun als plattgedrückte Bänder, den Konturen des Schlundkopfes folgend, konvergierend nach vorn bis in die Höhe der Mundöffnung. Beim Eintritt in die Armmuskulatur machen sie einen kleinen Knick nach außen und werden nun wieder schmäler. Das zweite und dritte Armnervenpaar sind ebenfalls plattgedrückt, sie verlaufen an der Seite des Schlundkopfes hin, doch besitzen sie vom Gehirn bis zum Eintritt in den Armkanal eine mehr konstante Stärke. Zwischen dem dritten und vierten Armnervenpaar ist ein etwas größerer Zwischenraum als gewöhnlich vorhanden, hier tritt nämlich die Arteria brachialis communis durch, die sich dann nach oben und unten in die vier Armarterien aufzweigt. Die Länge der Armnerven, bis zur Commissur gerechnet, nimmt vom ersten bis zum vierten kontinuierlich ab.

An der Armbasis werden sämtliche Armnerven durch eine ziemlich starke Ringcommissur (Commissura interbrachialis) in Verbindung gesetzt. .Jede Einzelcommissur geht mit einer Verbreiterung kontinuierlich in den Armnerven über, so daß derselbe an dieser Stelle eine etwa kreuzförmige Gestalt erhält, doch macht diese Verbreiterung durchaus nicht den Eindruck eines Ganglions, wie es HILLIG für *Sepia* beschreibt. Überdies hat CHÉRON bei der mikroskopischen Untersuchung dort auch keine Ganglienzellen gefunden. — Die Commissura interbrachialis ist etwa halb so breit wie der Armnerv selbst, es gabelt sich aber sekundär von ihr wieder eine zweite, viel dünnere Nebencommissur ab, die also immer zwei Einzelcommissuren in Ver-

bindung setzt, indem sie innen vom Hauptnerv hinwegzieht. Diese interessante Doppelcommissur hat schon CUVIER für *Octopus* entdeckt. Wenn allerdings BROCK (1880) S. 229 behauptet, daß die ursprüngliche Commissur sich als ein geschlossener Ring vollständig von den Armnerven losgelöst habe, mit denen sie nur noch durch bogenförmige Schenkel zusammenhinge, so muß ich dem die verschiedene Stärke der Haupt- und Nebencommissur entgegenhalten. Während nämlich die »bogenförmigen Schenkel« fast mit ganzer Breite der Commissura interbrachialis in den Armnerv übergehen, besitzt der vom Nervus brachialis abgezweigte Teil der Commissur kaum ein Drittel derselben (Taf. XIII, Fig. 2). Diese Beobachtung, die BROCK anscheinend nicht aufgefallen ist, würde meiner Ansicht nach eher dafür sprechen, daß die (von mir so genannte) Nebencommissur eine sekundäre Bildung ist, allerdings weist BROCK, S. 229, Anm. 2, schon auf die Unhaltbarkeit seiner Behauptung hin, indem er sagt: »Den anatomischen Verhältnissen entspricht es allerdings besser, wenn man sagt, die Armnerven hängen durch einfache Commissuren zusammen, die vor jedem Nerven sich schleifenförmig verdoppeln, denn die bogenförmigen Schenkel gehen im rechten Winkel von den Armnerven ab und scheinen die eigentlichen Homologa der einfachen Decapodencommissur zu sein.« — Auch BROCKS Behauptung, daß die Commissur zwischen den Armnerven bei allen untersuchten Decapoden einfach wäre, hat sich inzwischen als unrichtig erwiesen, denn nach neueren Untersuchungen (RICHTER) wurde auch für die Oegopsiden eine derartige Doppelcommissur festgestellt, während sie bei den Myopsiden bisher noch nicht beschrieben worden ist. — Auf die Interbrachialcommissuren bei den übrigen Octopoden kommen wir im Laufe der Besprechung noch zurück.

Nach Passieren der Commissura interbrachialis treten die Armnerven in Begleitung der Brachialarterien, die nun in einer Rinne an der Außenseite des Nerven hinziehen, in die Arme selbst ein und durchlaufen, von lockerem Bindegewebe umgeben und an Stärke kontinuierlich abnehmend, die Armmuskulatur in ihrer ganzen Länge. Durch ihre gelbliche Farbe heben sie sich bei Chromessigsäurepräparaten von dem weißlichen Bindegewebe und der grünen Muskulatur leicht ab. Man kann an ihnen äußerlich leicht zwei ganz verschiedene Partien unterscheiden, zunächst einen Strang von annähernd gleicher Stärke, der aus Längsfasern besteht, er ist etwas grünlich und liegt immer lateral, also an der den Saugnäpfen entgegengesetzten Seite. Das würden die Nervenfasern sein. Nicht mechanisch von dem

Nerven zu trennen, aber deutlich sichtbar, zieht neben dem lateralen ein medialer Strang von mehr gelblicher Farbe hin, in dem man keine Faserzüge erkennen kann, er besitzt im Präparat mehr bröckelige Struktur; hier haben wir es mit Gangliensubstanz zu tun. Dieser Strang ist nun bei *Eledone moschata* mit etwa ellipsenförmigen Ganglien besetzt, die mit den Saugnäpfen korrespondieren, und von denen zahlreiche feine Nerven durch die Muskulatur nach den Saugnäpfen ziehen. Sie lassen sich aber mittels Präparation nicht weit verfolgen. — Während die Ganglien am hinteren Teile des Armes noch einen Zwischenraum zwischeneinander lassen, rücken sie, nach vorn zu immer kleiner werdend, dicht zusammen, analog dem dicht gedrängten Stande der Saugnäpfe.

Ein Unterschied ergibt sich für *Octopus vulgaris* nur insofern, als hier die Saugnapfganglien sich alternierend bald nach der einen, bald nach der andern Seite wenden, je nach der Lage der Saugnäpfe, die ja hier in zwei Reihen angeordnet sind. Die Ganglien haben die Form eines ellipsoidischen Segmentes und sind dem inneren Nervenstrang angefügt.

Den Verlauf der Armnerven hat uns schon Chéron sehr schön beschrieben, außerdem finden wir bei Pelvet (1869) eine kurze Schilderung. Ich könnte nur noch auf Jattas ausführlichere Beschreibung in seinem Nachlaß aufmerksam machen, an die ich mich aber nicht weiter gehalten habe.

Die Armnerven von *Argonauta argo* (Textfig. 1) umgeben als plattgedrückte, gleichstarke Stränge den Schlundkopf bis zur Armbasis und werden hier durch eine Doppelcommissur, die denselben Typus hat wie die der Octopodiden, in Verbindung gebracht. Sie ist allerdings ziemlich dünn, van Beneden hat sie noch als ein einfaches Verbindungsband beschrieben und abgebildet. Diese fälschliche Angabe wurde aber schon von Brock (1880) richtig gestellt. — Dagegen behauptet nun Brock (1879) wieder, daß bei *Tremoctopus Carena* (*Ocythoe tuberculata*) eine verhältnismäßig sehr starke, einfache Commissur existiere. Auch dies hat sich bei der genaueren Untersuchung als ein Irrtum erwiesen, denn ich fand bei dieser Form ebenfalls eine deutlich ausgeprägte Doppelcommissur, deren Verbindungsast aber ziemlich lang und dünn war. Desgleichen beobachtete ich bei *Tremoctopus violaceus* die gewöhnliche Doppelcommissur, so daß also bei den Philonexiden keine Abweichung von dem herrschenden Typus eintritt.

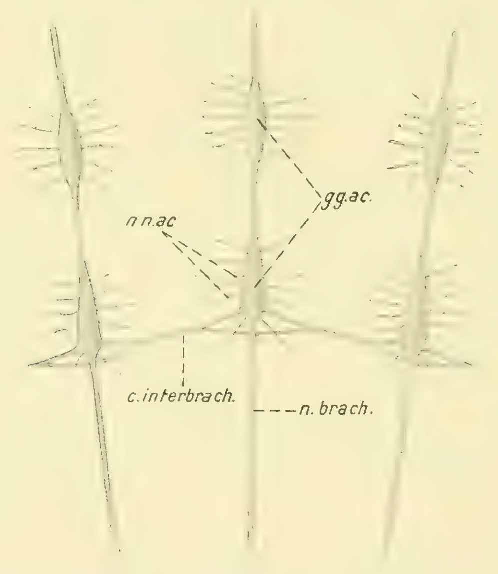
Gleich vor der Armnervencommissur liegt das Ganglion für den ersten Saugnapf, und wir bemerken hier wieder die beiden Stränge

des Nerven, die wir schon bei *Eledone* beobachtet haben; der laterale weißlich, längsgefasert, der mediale mehr gelblich ohne Faserstruktur mit dem Ganglienbelag. Diese Struktur des Nervus brachialis hat van Beneden wohl gesehen, und sie hat ihn veranlaßt, zwei verschiedene Armnerven zu unterscheiden, »dont l'un forme des renflements ganglionaires de distance en distance, et dont l'autre est composé de fibres cylindriques«. Das ist gar nicht so auffallend, da sich beide Schichten hier ziemlich leicht voneinander trennen lassen. Jedenfalls ist nicht anzunehmen, wie Brock meint, daß van Beneden ein Blutgefäß für einen Nerven gehalten habe. — Die Saugnapfganglien sind halbe Ellipsen, sie neigen sich abwechselnd nach dem Saugnapf der einen oder andern Seite, wie dies bei van Beneden auf Pl. 4 sehr schön dargestellt ist.

Die Armnerven von *Opisthoteuthis depressa* weisen im allgemeinen keine tiefgreifenden Unterschiede im Verlauf und im Bau auf, so daß ich ganz auf die Beschreibung von Meyer hinweisen kann. Erwähnt sei nur, daß sich hier außer den größeren Saugnapfganglien auch noch kleinere für die Cirren finden, und daß die Ringcommissur die Form bei den übrigen Octopoden wiederholt. Daß die Commissura interbrachialis auch für *Cirroteuthis* denselben Bautypus hat, wie Meyer schon ganz richtig vermutete, hat sich neuerdings herausgestellt. Damit ist aber der dritte Typus einer Armnervencommissur, wie ihn Brock, gestützt auf die Abbildung von Reinhardt und Prosch (Tab. V, Fig. 2) aufgestellt hat, hinfällig geworden.

Zum Schluß möchte ich noch des eigenartigen Baues der Armnerven Erwähnung tun, den ich bei *Bolitaena* und *Eledonella* beobachten konnte. Hier wird jeder Nervus brachialis durch ein ganz schmales Band von weißlicher Farbe repräsentiert, das an der Armbasis in ein langgestrecktes Ganglion von braungelber Farbe anschwillt. Am proximalen Ende dieses Ganglions zweigt sich eine äußerst feine Doppelcommissur ab, die die beiden benachbarten Nerven in Verbindung setzt (Textfig. 9). Am distalen Ende desselben verschmälert sich aber der Armnerv zu einem weißlichen Bande von derselben Länge wie der des Ganglions, um dann wieder in eine spindelförmige Anschwellung überzugehen. So wechselt hier Ganglien- und Nervenfasersubstanz miteinander ab, während sie bei Octopodiden und Philonexiden, wie wir ja oben gesehen haben, parallel nebeneinander herziehen. Aus den Anschwellungen entspringen zahlreiche feine Nervenfasern für den Arm und die Saugnäpfe, jedem Saugnapfe entspricht auch hier ein Ganglion.

Was schließlich die Armnervencommissuren anlangt, so hatte ich sie bei diesen Formen zunächst nur als eine einfache Verbindung wahrgenommen, die an und für sich schon sehr dünn war, bis mich Herr Professor Chun bei *Bolitaena* auf eine Doppelcommissur aufmerksam machte. Ich konnte mich dann auch von der Richtigkeit dieser Beobachtung bei *Eledonella* überzeugen, wo ich eine äußerst feine und ziemlich lange Nebencommissur, die innen vom Armnerven



Textfig. 9.
Armnerv von *Eledonella pygmaea*. Außenansicht. Vergr. etwa 4 : 1.

verlief, bei weiterem Suchen entdeckte. — Damit haben wir aber diese Doppelcommissur für sämtliche Octopoden ohne Ausnahme festgestellt, sie ist ein typischer, wenn auch nicht alleiniger Bestandteil der Octopodenorganisation, da sie ja, wie wir oben gesehen haben, auch den Oegopsiden zukommt.

19. Nervi antorbitales superiores.

Diese Nerven (Taf. XIII, Fig. 1, 2 und Textfig. 3 *nn.antorb.sup.*, Taf. XIV, Fig. 7) habe ich bei *Eledone* in fast allen Fällen in der Dreizahl auf beiden Seiten gefunden. Sie kommen alle von einem gemeinsamen Nervenstamm, der seinen Ursprung an der Basis des ersten Armnervenpaares kurz nach Austritt aus dem Ganglion brachiale hat, und zwar wurzelt er dort an der äußeren, oberen Seite des ersten Armnerven. Außer den Antorbitalnerven gibt der Stamm noch einen

oder mehrere starke Muskelnerven (Nervi musculares) ab, die sich in die dorsale Pfeilermuskulatur begeben und diese innervieren. Das erste Nervenpaar verläßt den Stamm am weitesten oben, durchbricht sofort den Kopfknorpel an der Stelle, wo die dorsale Pfeilermuskulatur ansetzt und zieht hierauf in einem feinen Kanal ziemlich senkrecht nach oben durch die letztere hindurch, um aus ihr gewöhnlich etwas medianwärts vom medialen Rande des Orbitalknorpels auszutreten und dann auf den Orbitalknorpel selbst nach seitwärts überzubiegen. Solange der Nerv im Muskelpfeiler verläuft, ist er sehr dünn, da er durch die feste Muskulatur an Ausdehnung gehindert wird, er läßt sich dort sehr schwer bis zum Ursprung verfolgen. Sowie er aber die Muskulatur verlassen hat, wird er sofort breiter und zieht also zwischen Orbita und Musculus nuchalis nach außen in der Richtung des vorderen Augenwinkels, teilt sich dann gewöhnlich und verliert sich im Nuchalis und dem Bindegewebe zwischen ihm und der Augenkapsel. Dieser Antorbitalis ist also am weitesten nach hinten gelegen. — Als zweiter Ast entspringt aus dem oben erwähnten Nervenstamm dann gewöhnlich ein starker Muskelnerv, der sich bald verzweigt und die dorsale Pfeilermuskulatur versorgt, hierauf am weitesten nach unten die beiden vorderen Paare der Antorbitales. Eigentümlicherweise wurzelt der eine oder andre sehr oft mit zwei Wurzeln im Stamm, die wieder den Knorpel durchbrechen und sich erst dann zu einem Nerven vereinigen. Das zweite Paar der Antorbitales superiores folgt schon mehr dem Zwischenraum zwischen Pfeilermuskulatur und Augenkapsel, legt nur noch manchmal eine ganz kurze Strecke im Muskelpfeiler zurück und verläuft der Orbita anliegend im Bindegewebe von unten innen hinten nach oben außen vorn, zieht dann noch lateralwärts umbiegend wieder nach außen und durchbricht schließlich auch den Nuchalis, Zweige an ihn und das daraufliegende subcutane Bindegewebe abgebend. — Das dritte Antorbitalispaar endlich zieht auch wieder in der Nische zwischen Orbita und Kopfpfeiler nach vorn oben. Es sind äußerst feine Nerven, die auf dem vordersten Teil des Augenknorpels sich in querer Richtung nach außen begeben. Jeder Nerv teilt sich dann gewöhnlich schon am Innenrande der Orbita, so daß es dann den Anschein hat, als ob zwei vordere Antorbitales auf jeder Seite existierten, diese beiden Äste anastomosieren dann untereinander, splittern sich hierauf in feine Zweige auf dem vordersten Teile der Orbita auf und innervieren die Muskulatur, das Bindegewebe und die Haut. — Die Antorbitales superiores entspringen also auf beiden Seiten in gleicher Höhe, ihr Ver-

breitungsgebiet erstreckt sich über die vordere obere Hälfte der Augenkapsel. Sie versorgen im wesentlichen den Nuchalis, subcutanes Bindegewebe und Haut, ließen sich aber nur selten bis direkt zum Lidrand verfolgen. Alle Antorbitales superiores haben nichts mit dem Augenbulbus zu tun, sondern liegen extraorbital. Es sind feine, zarte Nerven, viel dünner als die Ophthalmici und von mehr rundlichem Querschnitt, in dem Bindegewebe verfilzt und daher oft nur schwer zu sehen. Sie sind bisher noch nie so weit verfolgt worden.

Bei *Octopus vulgaris* habe ich nie mehr als zwei Paare derartiger Antorbitales superiores gefunden.

Chéron beschreibt ganz kurz diese und die folgenden Nerven als »Nerfs antérieurs de la tête et nerfs interbrachiaux«. Er hat sie nur bis in die Muskulatur verfolgt. Ebenso hat Meyer verschiedene derartige Nerven bei *Opisthoteuthis* beobachtet.

Bei *Argonauta* (Textfig. 1) sah ich nur ein Paar Antorbitales superiores, die am vorderen Rande der Augenkapsel als ganz dünne Stämmchen hinzogen und sich bis zum vorderen Augenwinkel verfolgen ließen.

20. Nervus antorbitalis inferior.

Man kann hier eigentlich nur von einem, allerdings typischen Antorbitalis inferior auf jeder Seite sprechen. Dieser Nerv (Taf. XIII, Fig. 2 *n.antorb.inf.*) entspringt an der Basis des dritten Armnerven, entweder am dritten Armnerven selbst oder zwischen Abgang des dritten und vierten. Er ist bei seinem Ursprung sehr breit und plattgedrückt, zieht erst ein wenig nach vorn, dann durch den Gehirnknorpel in einem Kanal nach außen und gelangt so in die ventrale Pfeilermuskulatur. Hier teilt er sich in seine Äste auf. Zunächst entspringt am weitesten nach vorn und oben ein platter, schmaler Ast, er läuft an der unteren Außenseite der Augenkapsel in ihrem vorderen Teile hin, in dem filzigen Bindegewebe zwischen Orbita und ventraler Pfeilermuskulatur (also ganz entsprechend den Antorbitales superiores) und gelangt so an die untere Partie des Nuchalis. Hier teilt er sich in seine Endäste (die Verzweigung des Nerven macht ganz den Eindruck der eines Gefäßes), und die zahlreichen Zweige treten nun an die Innenseite des Nuchalis heran und splittern sich dabei auf. Ein stärkerer Ast versorgt den vorderen Teil des unteren Augenlides, Muskulatur und subcutanes Bindegewebe, ein andrer die vordere untere Partie des Nuchalis. Die Nervenverbreitung ist also ganz analog der der Antorbitales superiores. Die mehr nach hinten zu gelegenen

Äste des Antorbitalis inferior sind wieder reine Muskeläste (Rami musculares), sie versorgen, sich zahlreich verzweigend und untereinander anastomosierend, die seitliche und ventrale Pfeilermuskulatur. Gewöhnlich sind es zwei dünne Zweige, die sich schwer weiter verfolgen lassen. Am besten präpariert man den Nerven von seinem Ursprung aus und schneidet vorsichtig dem Kanal folgend auf.

Dieser Nervus antorbitalis inferior ist ein merkwürdig konstanter Nerv und zeigt wenig Variationen. So finden wir ihn auch bei *Argonauta* (Textfig. 1) wieder, wo er zwischen dem dritten und vierten Armnerven entspringt, mehrere Muskeläste abgibt und dann als sehr dünner Nerv nach dem vorderen Teile des unteren Augenlides zieht.

21. Nervi interbrachiales.

Als Nervi interbrachiales (Taf. XIII, Fig. 2 *nn.interbrach.*) beschreibe ich nach dem Vorschlag Chérons zwei kleine Nerven auf jeder Seite, die sich bei *Eledone* fast konstant vorfinden. Am Ursprung des zweiten Armnerven findet man bei der Präparation ein feines Ästchen, das den Knorpel durchbricht, sich in zwei Zweige teilt und sich in der seitlichen Pfeilermuskulatur verliert. Auch von der Basis der vierten Armnerven entspringt ein solcher Nerv nach vorn, der sich bald in zwei Äste teilt, hin und wieder sind es auch zwei getrennte Nervenästchen, die sich sehr schwer durch den Knorpel verfolgen lassen. Auch sie sind reine Muskelnerven und verschwinden in der ventralen Pfeilermuskulatur.

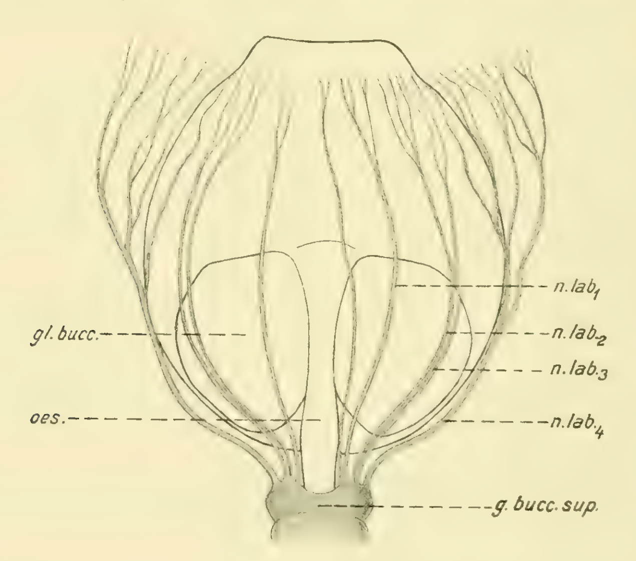
Derartige Interbrachiales habe ich bei *Octopus* nicht beobachtet, doch können sie mir bei der Schwierigkeit der Präparation und der geringen Größe des Materials leicht entgangen sein.

e. Nerven des Ganglion buccale superius.

22. Nervi labiales.

Die Lippennerven (Taf. XIII, Fig. 1, 2 und Textfig. 10 *nn.lab.*) entspringen dicht nebeneinander von der seitlichen Partie des vorderen Randes des Ganglion buccale superius. Sie durchbrechen sofort die Gehirnkapsel, an ihrem Ursprung sind sie mit Knorpel und Bindegewebe stark verfilzt und schwer herauszupräparieren. Hierauf wenden sie sich auf dem Gewebe des Buccalsinus nach vorn zu beiden Seiten des Oesophagus, der hier in den Pharynx übergeht, direkt der Innenseite der Pfeilermuskulatur angelagert. Bei *Eledone* sind ziemlich konstant auf jeder Seite vier Lippennerven vorhanden. Der am weitesten median gelegene Nerv läuft über die vordere Speicheldrüse

und den Schlundkopf nach vorn und verliert sich an der Ansatzstelle der Schlundkopfmuskulatur am Schnabel. Gewöhnlich ist er noch nicht von den Armnerven überdeckt, höchstens im vorderen Teile. Es ist ein stärkerer Nerv, der sich schließlich in zwei Endäste spaltet, die Spaltung erfolgt manchmal schon kurz nach dem Austritt aus dem Gehirn. — Rechts schlängelt sich gewöhnlich noch ein feiner unpaarer Nerv direkt in der Mitte nach vorn; ich konnte ihn mehrere Male beobachten, sowohl als dünnen selbständigen Ast getrennt vom ersten Lippennerven, als auch aus derselben Wurzel kommend und sich sofort abzweigend. — Die feinen Endäste aller dieser Nerven



Textfig. 10.
Schlundkopf mit Lippennerven von *Eledone moschata* von dorsal. Vergr. etwa 4:1.

verlieren sich dann in dem Ringmuskelwulst am Kiefer und versorgen den oberen, mittleren Teil des Schlundkopfes.

Nach außen von den eben beschriebenen Nerven folgen rechts und links je zwei ganz parallel nebeneinander verlaufende Labiales. Sie ziehen ebenfalls noch über die vorderen Speicheldrüsen hin, kreuzen das erste Armnervenpaar unter demselben und laufen dann schräg seitlich nach vorn, wo ihre Endästchen, deren jeder Nerv zwei bis drei besitzt, zwischen den Muskelbündeln, die den Schlundkopf an der Pfeilermuskulatur anheften, passieren und wieder in den Ringmuskel der Kiefer eindringend die seitlichen Partien des Schlundkopfes innervieren. Es sind dünne, rundliche, ziemlich gleichstarke Nerven, die

eigentümlicherweise immer parallel nebeneinander herlaufen und unter den Labiales die schwächsten.

Am stärksten ist immer der lateralste Lippennerv ausgeprägt, der vierte Labialis. Er kreuzt in seinem Verlaufe sowohl den ersten als auch den zweiten Armnerven, zieht schräg nach vorn außen und unten und versorgt schon den ventralen Teil des Schlundkopfes. Mit einer Verbreiterung setzt er am äußersten Rande des Buccalganglions an, direkt über dem Ursprunge des Buccalnerven und der Commissura buccalis superior inferior; als ein relativ breiter, plattgedrückter Nerv gabelt er sich dann an der rechten und linken Seite des Schlundkopfes auf. Er spaltet sich ungefähr in der Höhe des vorderen Randes der vorderen Speicheldrüsen, der rechte in zwei ziemlich gleichstarke Äste, von denen der obere wieder aufwärts steigt und sich in zwei bis drei Ästchen aufsplittert, während der untere Ast nach vorn und medianwärts geht und, indem er sich ebenfalls in zwei bis drei Endäste aufteilt, den ventralen Teil des Schlundkopfes versorgt. Auf der linken Seite ist die Verzweigung ähnlich, nur teilt sich hier der vierte Nerv gewöhnlich in drei Äste, indem vor der Spaltung des Nerven ein dünnerer Ast noch nach vorn an die Seite des Schlundkopfes zieht. Die unteren Äste sind ebenfalls bis zu ihrer Aufzweigung ziemlich stark, sie treffen dann in der Medianlinie unten zusammen, so daß ein vollständig geschlossener Ring von Labialnerven um den Schlundkopf gebildet wird. Es ist also eine außerordentlich reiche Innervierung vorhanden.

Die letzten Endverzweigungen aller dieser Lippennerven treten dann zwischen den Muskelbündeln hindurch, die den Schlundkopf an die Pfeilermuskulatur anheften. Sie verschwinden schließlich alle in gleicher Höhe in dem Ringmuskel des Schlundkopfes, der die Kiefer umgibt und auf diese Weise eine kreisförmige Lippe bildet. Daß diese Nervenästchen einen Plexus bilden sollen, wie Chéron angibt, konnte ich nicht bemerken, dagegen legen sich oft zwei Nervenfädchen im Endverlaufe ganz nahe aneinander, um dann wieder auseinander zu weichen.

Die Zahl und die Verzweigung der Labiales ist immer etwas variabel, doch sind es bei *Eledone* und *Octopus* gewöhnlich vier Paare. Bei einem *Octopus*-Exemplar fand ich je fünf Lippennerven, ihr Verlauf und ihre Verzweigung war im großen ganzen dieselbe wie bei *Eledone*.

Auch Chéron beschreibt für *Eledone* vier Paare »Nerfs des lèvres«, während nach Jattas Nachlaß (publiziert in: Bauer, S. 177) bei *Ele-*

done drei, bei *Octopus* vier Paare »Nervi labiali« sich finden sollen. Überhaupt hat uns Chéron schon eine ziemlich genaue Schilderung dieser Nerven gegeben, die im wesentlichen eingehender ist als die Jattas. Wir kommen hierauf auch bei der Besprechung des nächsten Nerven noch einmal zurück.

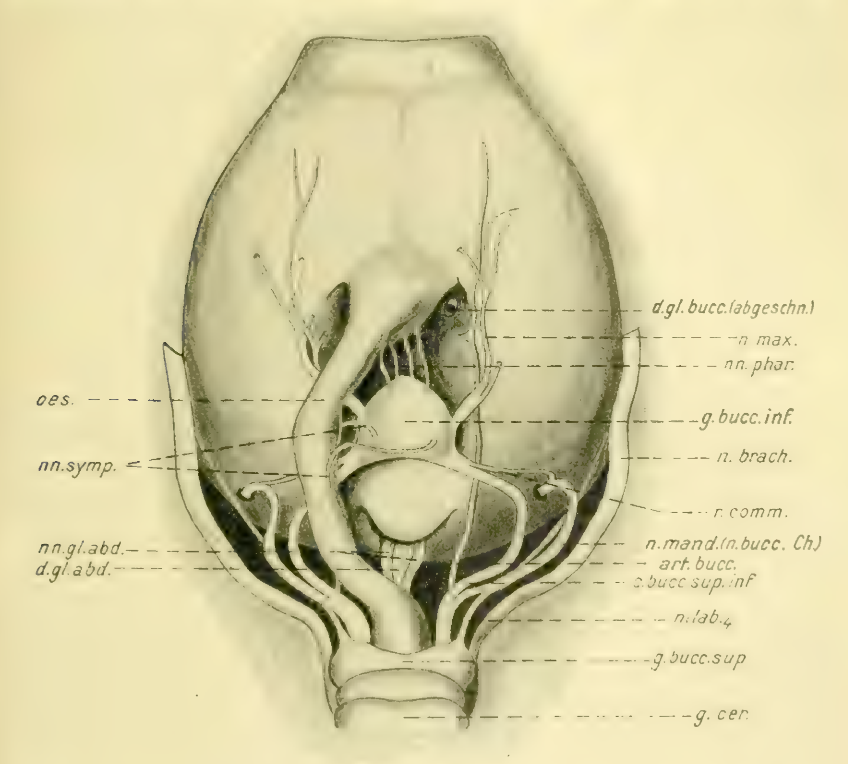
Bei *Argonauta argo* fand ich auf jeder Seite vier bis fünf Nervi labiales (Textfig. 1) vom Ganglion buccale superius ausgehend, welche die kreisförmige Lippe innervieren. — Reinhardt und Prosch haben bei *Cirroteuthis* deren acht gezählt, Meyer beschreibt für *Opisthoteuthis* sechs bis acht sehr variabler Lippennerven. Die wenigsten besitzt anscheinend *Eledonella*, Chun hat am Gehirn dieser Form (Fig. 8) nur deren zwei im ganzen eingezeichnet.

23. Nervus mandibularis.

Außer den Nervi labiales treten jederseits aus dem Ganglion buccale superius noch zwei Nervenstränge aus, einmal die Commissura buccalis superior inferior, die die Verbindung des Oberschlundganglions mit dem Unterschlundganglion vermittelt, und dann ein eigentümlicher und interessanter Nerv, der nach den bisherigen Untersuchungen einzig und allein den Octopodiden als selbständiger Nerv zukommt, der Nervus mandibularis (Textfig. 11 *n.mand.*). — Es sei mir gestattet, zunächst einmal den Verlauf dieses Nerven festzustellen, wobei ich gleichzeitig auf die in enger Beziehung mit ihm stehende Commissura buccalis superior inferior eingehen muß.

Die Verbindung des Ganglion buccale superius mit dem Ganglion buccale inferius wird hergestellt durch eine ziemlich kräftige Commissur, die zunächst innig mit dem Mandibularnerven vereinigt ist. Beide Nervenstränge entspringen also am vorderen Rande des Oberschlundganglions, seitlich vom Austritt des Oesophagus, und zwar medial die Commissur, lateral der Mandibularis. Über ihnen entspringen die mittleren, sowie die verbreiterte Wurzel des vierten Lippennerven. Unter ihnen läuft die etwas dünnere Arteria buccalis in gerader Richtung nach vorn. Sie durchbrechen die Gehirnkapsel, laufen zunächst zu beiden Seiten des Oesophagus hin und trennen sich dann. Da sie nun ziemlich lang sind, so müssen sie sich auf dem kurzen Wege, der ihnen zur Verfügung steht, stark winden, ehe sie das Ganglion, bzw. den Schlundkopf erreichen. Die Commissurae buccales superiores inferiores jeder Seite umgreifen also den Oesophagus und erreichen das Unterschlundganglion in seinen hinteren, äußeren Ecken, der Nervus mandibularis aber, der die gleiche Stärke hat wie

die Commissuren und von rundlichem Querschnitt ist, zieht mehr nach außen und in die Tiefe und dringt im hinteren lateralen Teile des Pharynx in ihn ein, seitlich vom gemeinsamen Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen. An der Eintrittsstelle in den Pharynx empfängt der Nervus mandibularis noch einen dünnen Ast vom Unterschlundganglion her, der von dessen hinterer, äußerer Ecke mit der Commissur sich abzweigt und nach außen auf dem Pharynx zu ihm



Textfig. 11.

Schlundkopf mit Unterschlundganglion und seinen Nerven von *Eledone moschata* von dorsal. (Der Oesophagus ist nach links zur Seite gezogen, die drei mittleren Lippennervenpaare sind weggenommen.) Vergr. etwa 5 : 1.

hinläuft. Ich habe diesen Ast, da er den Mandibularnerven mit dem Unterschlundganglion in Verbindung setzt, als Ramus communicans bezeichnet. Kaum nachdem diese Vereinigung stattgefunden hat, verschwindet der Nervenstamm im Schlundkopf. Ein Bild der eben beschriebenen Verhältnisse gibt Textfig. 11.

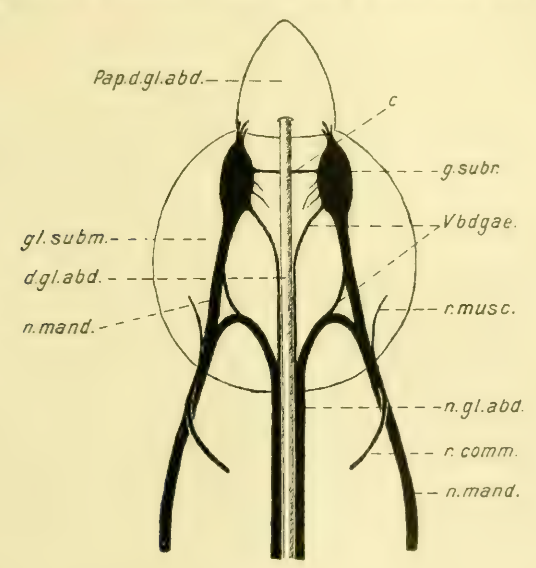
Bei der Orientierung über den weiteren Verlauf des Nervus mandibularis, die uns auf ein bisher fast gar nicht erforschtes Gebiet führt,

wird uns die Textfig. 12 zu Hilfe kommen. Der Nerv tritt an der Ventralseite in den Pharynx ein, indem er die dünne Muskellage durchbricht, die über der Unterkieferdrüse (wie sie WUELKER nennt) liegt, und gibt dabei ein feines Ästchen (Ramus muscularis) an diese Faserlage ab. Hierauf teilt sich der Nerv, der jetzt direkt auf der Submaxillardrüse (so wird sie von HILLIG und RICHTER bezeichnet) hinzieht, in zwei annähernd gleichstarke Äste, einen rückläufigen, der einen Bogen bildet, nach innen verläuft und sich an den Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen anlegt, welchen er dann nach hinten begleitet. Dadurch erhält der hintere Speichelgang, der an und für sich gar nicht sehr breit ist, eine ziemliche Stärke, die Nerven allein machen etwa $^2/_3$ seines Volumens aus. Sie ziehen mit ihm an seinen beiden Seiten direkt nach hinten durch das Gehirn durch. Später verzweigen sie sich auf seiner Oberfläche, gehen Anastomosen untereinander ein, umspinnen ihn in seinem ganzen Verlaufe bis zu seiner Teilungsstelle in die beiden Speicheldrüsengänge und folgen ihnen schließlich bis in den Hilus der Speicheldrüsen hinein. Hier lassen sie sich makroskopisch nicht weiter verfolgen.

Die Nervi glandulae abdominalis, wie ich diese immerhin recht ansehnlichen Nerven benennen will, heben sich makroskopisch so wenig von dem Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen ab, daß eine Trennung derselben sich nur künstlich bewerkstelligen läßt. Infolgedessen hatte die Innervierung dieser wichtigen Drüsen bisher noch keine eindeutige Erklärung gefunden. WUELKER, der sich eingehend mit dem Bau der Speicheldrüsen bei den Cephalopoden befaßt, läßt uns darüber im unklaren. Auch bei HILLIG und RICHTER finden wir leider nichts über sie verzeichnet. Der einzige, der uns eine Lösung dieser Verhältnisse zu geben versucht hat, ist KRAUSE, »Über Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden« (1897). Er sagt auf S. 1089: »Die Nerven der hinteren Speicheldrüsen stammen aus dem Buccointestinalganglion (Ganglion buccale inferius), legen sich sehr bald dem Speichelgang innig an, umflechten ihn und gelangen mit seinen beiden Zweigen in den Hilus der Drüsen.« Ob KRAUSE den richtigen Ursprung dieser Nerven gefunden hat, geht aus seiner kurzen Beschreibung nicht hervor, immerhin fügen ja die sog. Rami communicantes dem Nervus mandibularis Fasern zu, die aus dem Ganglion buccale inferius stammen. Aber der eigentliche Speicheldrüsennerv trennt sich, wie wir oben gesehen haben, erst etwas später vom Mandibularnerven ab, und ob man diesen so starken Nerv, der also vom Ganglion buccale superius stammt, so ohne

weiteres ausschalten darf, möchte ich nicht annehmen, zumal da aus dem späteren Verlauf des Mandibularis noch rückläufige Commissuren zum hinteren Speicheldrüsennerv ziehen, wie wir noch sehen werden. — Hier könnten nur physiologische Experimente (Reizung des Nervus mandibularis, des Ramus communicans und des vereinigten Nerven) zur klaren Erkenntnis führen. — Im übrigen aber glaube ich, den anatomischen Verlauf der Nerven der hinteren Speicheldrüsen bei den Octopoden hiermit festgestellt zu haben.

Der eigentliche Nervus mandibularis zieht nun auf der Drüsen-



Textfig. 12.

Nervus mandibularis und Ganglion subradulare von *Eledone moschata* von dorsal. Schematisch. (Man denke sich den ganzen darüber liegenden Pharynx weggenommen und nur die Submaxillardrüse mit dem direkt daraufliegenden Speichelgang erhalten. Der Ramus communicans ist bei seinem Eintritt in das Unterschlundganglion abgeschnitten.) Vergr. etwa 4:1.

substanz weiter nach vorn, dabei konvergieren beide Nerven etwas nach vorn, er gibt aber schon nach ganz kurzem Verlaufe einen kleinen Verbindungsast, der konstant zu sein scheint, rückläufig an den Speichelgangnerven ab. Dann schwillt er zu dem bisher noch recht wenig bekannten Ganglion subradulare auf, so genannt nach dem Subradularorgan, dem ganzen unter der Radula gelegenen Organkomplex. Es ist das ein mit bloßem Auge deutlich sichtbares, etwa 2 mm langes Ganglion, unregelmäßig oval gestaltet und dorsoventral zusammengedrückt, das noch auf der Submaxillardrüse gelegen ist, und zwar kurz vor der Einmündungsstelle des Speicheldrüsenganges in seine

papillenförmige Erweiterung, durch die er dann am Unterkiefer ausmündet. Die mediale Seite des Ganglions ist etwas konvexer als die laterale, sie gibt einige sehr feine Ästchen an das umliegende Gewebe der Drüse ab, darunter einen konstanten größeren, der schräg nach innen hinten verläuft, sich an den Speichelgang anlegt, ihn jedenfalls auch innerviert und ihm entlang nach hinten ziehend sich mit dem rückläufigen Nervus glandulae abdominalis vereinigt. An seiner vordersten Spitze gibt das Ganglion noch ein paar kleine Nervchen an die Papille ab, auch konnte ich einmal bei *Eledone* eine ganz deutliche, wenn auch sehr dünne Commissur wahrnehmen, die die beiden Ganglien unter dem Speichelgang verband (Textfig. 12).

Ob diese beiden Ganglia subradularia eine Innervation der Unterkieferdrüse (Glandula submaxillaris) herbeiführen, ist bisher noch nicht festgestellt worden, doch liegt diese Vermutung nahe, zumal da ich auch Äste daraus direkt in die Drüsensubstanz verfolgen konnte. Man könnte die Ganglien also vielleicht besser als Ganglia submaxillaria bezeichnen, doch bleibt ein endgültiges Resultat (eventuell von physiologischer Seite) noch abzuwarten. Pelseneer hat diese interessanten Ganglien zuerst für *Sepia* beschrieben (Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaiques, 1899, S. 56), anscheinend hat er sie auf Schnitten gefunden. Heinrich (Über den Schlundkopf einiger dibranchiater Cephalopoden, 1904) hat sie dann ebenfalls auf Schnitten von *Octopus vulgaris* beobachtet und gibt ihnen den Namen: Ganglion subradulare. Leider hat sie Hillig bei der Präparation von *Sepia* völlig übersehen, so daß wir über ihr äußeres Aussehen hier noch nicht orientiert sind. Bei den Oegopsiden sind sie bisher noch nicht entdeckt worden. — Dagegen scheinen sie ein konstanter Bestandteil des Octopodennervensystems zu sein, sie wurden neuerdings im hiesigen Institute sowohl für *Argonauta argo* als auch für *Cirroteuthis* nachgewiesen. Daß sie Meyer bei *Opisthoteuthis* ihrer Kleinheit wegen leicht übersehen haben kann, scheint nicht verwunderlich.

Betrachten wir nun noch einmal den Nerven in seiner gesamten Ausdehnung. — Wer nach einem ähnlich verlaufenden Nervus mandibularis bei den übrigen Cephalopoden — Decapoden wie Octopoden — suchen sollte, wird wenig Glück haben. Und doch handelt es sich anscheinend um keine Neubildung. Wir wollen auf diesen Punkt einmal etwas näher eingehen.

Der erste, der diesen Nerven mit Sicherheit festgestellt hat, ist Chéron; er nennt ihn »Nerf buccal« und schildert ihn für *Eledone*

auf S. 23 und kürzer für *Octopus* auf S. 38. Seinen Hauptverlauf hat er richtig dargestellt, dagegen ist die Beschreibung über die Verzweigung desselben recht unklar. Nur sein »rameau supérieur ou récurrent« ist zweifellos mit unserm Ramus communicans identisch, der »rameau inférieur« bedeutet jedenfalls die Fortsetzung des Nervus mandibularis innerhalb des Pharynx, über die wir aber bei ihm nur weniges erfahren, »le rameau moyen« habe ich nicht gesehen. — Auch JATTA kennt die Nervi mandibulares bei *Octopus vulgaris*, beschreibt sie aber fälschlich als »zwei weitere Lippennerven« (Nachlaß S. 26, BAUER S. 177).

Diesen Nerven finden wir also nur bei *Eledone* und *Octopus*, und zwar sind sie bei beiden Formen vollkommen gleichartig gestaltet. Bei *Argonauta argo* dagegen habe ich einen gesonderten Nervus buccalis nicht finden können, auch VAN BENEDEN beschreibt keinen solchen. Desgleichen fehlt er *Cirroteuthis* und *Opisthoteuthis*. (Das, was MEYER als Nervus buccalis hervorhebt, ist natürlich, wie aus seiner Beschreibung schon hervorgeht, die Commissura buccalis superior inferior.) — Hier haben wir also überall einen ähnlichen Bautyp wie bei den Decapoden. Wie erklärt sich nun dieser fremdartige Nerv bei den beiden oben beschriebenen Formen?

Ich muß zu diesem Zwecke auf das verweisen, was HILLIG auf S. 751 sagt, und was auch vorher schon CHÉRON für *Sepia* festgestellt hat: »Sie (die Commissura buccalis superior inferior) strahlt auch nur zum Teil ins Ganglion (= Ganglion buccale inferius) aus, zum Teil verläuft sie am Außenrande unter der Nervenscheide, die das Ganglion umhüllt, nach vorn und hilft die an den vorderen Ecken austretenden Nervi mandibulares mitbilden.« Also der Nervus buccalis trennt sich von der Commissur schon bei Eintritt ins Unterschlundganglion, ist also eigentlich kein eigener Nerv des Ganglion buccale inferius. Denken wir uns diese Trennung nun noch früher eintreten, wie bei *Eledone* und *Octopus*, und führen wir uns noch einmal vor Augen, wie innig Nerv und Commissur hier an ihrem Ursprung vereinigt waren (Textfig. 11), so verliert dieser Nerv viel von seiner Fremdartigkeit. Dazu kommt, daß ich bei *Octopus* und *Eledone* keinen Nervus mandibularis vom Ganglion buccale inferius entspringend entdecken konnte, während er bisher sowohl für die Oegopsiden wie Myopsiden und neuerdings sogar für *Cirroteuthis* nachgewiesen wurde. Diese hier fehlende Verbindung mit dem Unterschlundganglion würde dann durch den Ramus communicans ersetzt werden. In seinem weiteren Verlaufe entspricht aber unser Nervus

mandibularis vollkommen dem von Hillig und Richter, so daß auch der Name Nervus mandibularis hier gerechtfertigt erscheint. Vielleicht könnte Chérons alter Name »Nervus buccalis« für den ersten Teil des Nerven bis zur Einmündung des Ramus communicans beibehalten werden, doch wollte ich die Sache nicht unnötig komplizieren.

f. Das Ganglion buccale inferius und seine Nerven.

Das Ganglion buccale inferius (Textfig. 11 *g.bucc.inf.*), das wir jetzt noch gesondert von den eigentlichen Hirnganglien zu betrachten haben, liegt bei den Octopodiden im Gegensatz zu dem der Decapoden auf dem Schlundkopf, und zwar in der Nische, die dieser mit dem etwa in seiner Mitte von oben austretenden Oesophagus bildet. Das muß hier ganz besonders betont werden, weil seine Lage bei Wuelker (Taf. V, Fig. 51. Schematischer Längsschnitt durch den Schlundkopf von *Polypus*) topographisch nicht ganz einwandfrei wiedergegeben ist. Nach seiner Zeichnung muß man annehmen, es läge wie bei *Sepia* auf der Unterseite des Schlundkopfes, ein Verhalten, daß ich in keinem einzigen Falle bestätigt finden konnte. Ich möchte das nur nebenbei bemerken, da es eventuell bei physiologischen Versuchen von Bedeutung sein könnte. Übrigens hat es auch schon Heinrich auf Taf. II, Fig. 13 richtig eingezeichnet. — Das Ganglion liegt also in der Hauptsache unter dem Oesophagus an seiner Eintrittsstelle in den Pharynx, in einer flachen Grube desselben. Seine Seitenteile werden nebst dem vorderen Teile der Commissura buccalis superior inferior und des Nervus mandibularis von den vorderen Speicheldrüsen überdeckt. Es ist ebenso wie die Nerven, die in das Ganglion eintreten, von verfilztem Bindegewebe eingeschlossen, das jedenfalls die Wandungen des hier gelegenen Venensinus darstellt, und daher ziemlich schwer freizulegen. Das Ganglion selbst hat bei *Eledone* etwa die Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks, die beiden Seiten sind etwas konvex ausgebuchtet, die Basis konkav eingebuchtet. Diese Einbuchtung ist die einzige Stelle, die die Doppelnatur des Ganglions noch zum Ausdruck bringt. Seine Größe ist im Verhältnis zu der des Gehirns ziemlich bedeutend, sein Längs- und Querdurchmesser mißt je 2 mm (das Ganglion buccale superius hat etwa 3 mm Breite). Die Entfernung des unteren Schlundganglions vom Gehirn beträgt höchstens $2^1/_2$ mm, da ja der hintere Teil des Schlundkopfes fast an die Gehirnkapsel heranrückt. Es ist scheibenförmig gestaltet, dorsoventral abgeplattet und zeigt auf der Oberseite eine sanfte Wölbung.

Ähnlich gestaltet, aber immer ein wenig abweichend in der Form ist das Unterschlundganglion von *Octopus*, nur besitzt es gewöhnlich eine etwas größere Einbuchtung an seinem Hinterrande, so daß hier die Doppelnatur des Ganglions bei weitem deutlicher zum Ausdruck kommt.

Chérons Beschreibung und Zeichnung des Unterschlundganglions (Pl. I, Fig. 3), das er »Ganglion sous-pharyngien« nennt, und seiner Nerven ist leider so unklar, daß sich jemand, der sich danach orientieren wollte, wohl kaum eine richtige Vorstellung von ihm machen könnte. — Bauer beschreibt es auf S. 179 ganz kurz als erstes Eingeweideganglion = Ganglion infrabuccale.

Auch bei *Argonauta argo* liegt das Ganglion buccale inferius in der Nische zwischen Oesophagus und Pharynx, direkt unter dem Ganglion buccale superius, mit dem es durch zwei starke, ganz kurze Commissuren verbunden ist. Es ist etwa rechteckig gestaltet und gibt an seinem hinteren Rande den Nervus sympathicus ab. Eine Andeutung einer Zweiteilung des Ganglions habe ich nicht bemerkt, auch van Beneden erwähnt nichts darüber.

Dagegen ist nun sehr interessant, daß sowohl bei *Opisthoteuthis* wie auch bei *Cirroteuthis* die beiden Hälften des Ganglions ganz auseinandergerückt sind, »so daß wir«, wie Meyer sich ausdrückt, »von einem rechten und einem linken Unterschlundganglion reden dürfen«. Für *Cirroteuthis* haben dies schon Reinhardt und Prosch beschrieben und abgebildet (Tab. V, Fig. 2), und ihre Angaben haben sich neuerdings auch als richtig erwiesen. Diese beiden Ganglien sind bei *Opisthoteuthis* durch eine Commissur miteinander verbunden, welche sich auch bei *Cirroteuthis* wiederfindet. — In der ganzen Decapodenliteratur ist mir kein derartiger Fall von der Existenz zweier Unterschlundganglien bekannt geworden.

Schließlich sei noch erwähnt, daß ich auch bei *Eledonella* die Trennung des Ganglion buccale inferius sehr weit fortgeschritten fand. Etwa die Hälfte des ganzen Ganglions war hier schon zweigeteilt.

Der Commissuren, welche Ober- und Unterschlundganglion verbinden, hatten wir schon bei der Besprechung des Nervus mandibularis gedacht. Doch möchte ich an dieser Stelle noch ergänzend auf die verschiedene Länge derselben aufmerksam machen, wie sie sich bei den einzelnen Gruppen der Octopoden vorfindet. — Chun weist auf die auffällig lange Commissura buccalis superior inferior bei den Bolitaeniden hin, auch bei den Octopodiden ist die Länge derselben

immerhin noch recht beträchtlich zu nennen. Viel kürzer ist sie schon bei *Argonauta argo*, um dann bei den Cirroteuthiden vielleicht den höchsten Grad der Verkürzung zu erreichen. So haben wir auch hier eine kontinuierliche Reihe vor uns.

24. Die Nerven des Ganglion buccale inferius.

Wir haben jetzt noch der Nerven Erwähnung zu tun, welche vom Ganglion buccale inferius entspringen (Textfig. 11). An der konvexen Seite, etwa in der Mitte, verläßt das Unterschlundganglion je ein im Anfang relativ breiter, flachgedrückter Nerv, der speziell die vordere Buccalmasse, d. h. die Maxillen versorgt. Ich will ihn als Nervus maxillaris bezeichnen. Der Nerv geht zunächst etwas schräg nach außen, überquert die Buccalarterie, die hier nach vorn in der Richtung nach den Lippen verstreicht und gibt bei seinem Austritt oder kurz danach Äste an die Muskulatur ab. Er läuft dann, parallel und außen von der Buccalarterie auf der Oberseite des Schlundkopfes nach vorn und splittert sich etwa in der Höhe des Eintritts des Oesophagus in die Buccalmasse meist etwas davor in zwei bis drei feine Äste auf, die in die Muskulatur eindringen und die »Oberkieferwülste« innervieren. Der mediane dieser Äste wendet sich mehr nach innen und zieht wieder über die Arterie hinweg, so daß diese in einer Gabelung der Nervenäste verläuft, der zweite und, wenn vorhanden, auch der dritte wenden sich mehr nach außen. Das ist ein durchaus typisches Verhalten. Statt des einen Nerven habe ich, namentlich bei *Octopus*, auch zwei beobachtet, die vom Außenrande des Ganglions entspringen; doch verschwindet der zweite, der vor dem Hauptnerven liegt, bald in der Muskulatur. Der hintere Teil des Nervus maxillaris ist noch von den vorderen Speicheldrüsen bedeckt, er ist mitunter mit der Buccalarterie, die sich an der Lippe aufzweigt und in der Höhe des Ausführungsganges der vorderen Speicheldrüsen einen Ast an diese abgibt, verwachsen.

Vom vorderen Rande des Ganglions gehen mehrere feine Nerven ab, meist vier bis fünf, die sich nach dem Winkel wenden, den der Oesophagus bei seinem Eintritt in den Schlundkopf mit diesem bildet. Immer sind sie aber etwas variabel. Sie dringen nach ganz kurzem Verlaufe sowohl in den Endabschnitt des Oesophagus als auch in den Pharynx ein und verzweigen sich auch, Anastomosen untereinander bildend, im Gewebe dieser Organe. Teils entspringen sie direkt vom Rande, teils noch von der Oberseite des Ganglions, die beiden äußeren sind gewöhnlich etwas stärker, die inneren schwächer, doch

werden sie bald so fein, daß sie nicht weiter verfolgt werden können. Wahrscheinlich werden durch diese Nerven auch die vorderen Speicheldrüsen versorgt, ich habe einige bis in die Nähe des Ausführungsganges verfolgt und vermute, daß sie an diesen herangingen, konnte es aber nicht mit Sicherheit feststellen.

Übrigens beschreibt auch CHÉRON auf S. 33 einen Nerven der vorderen Speicheldrüsen, der von ähnlicher Stelle ausgehen soll, als »une branche plus volumineuse, qui se rend à la glande salivaire, dans laquelle elle se perd«. Daß Nerven an diesem Ausführungsgang verlaufen, hat außerdem auch JOUBIN nachgewiesen (Recherches sur la morphologie des glandes salivaires, 1887), er spricht S. 8 von einem »pédoncle« der vorderen Speicheldrüsen, »qui contient le canal excréteur, les vaisseaux et les nerfs, et un peu de tissu conjonctif«. Es läßt sich nun kaum ein andrer Ort als das Unterschlundganglion denken, von dem aus die Innervation der vorderen Speicheldrüsen noch erfolgen sollte. HILLIG will sie für *Sepia* von der Unterseite des Ganglion buccale inferius ausgehend gefunden haben.

Das Unterschlundganglion ist an seiner Unterseite durch ein bis zwei kleinere, aber stärkere Nerven festgeheftet, die vom vorderen Winkel des Ganglions abgehen. Sie wenden sich dann aber nach hinten und scheinen die Muskulatur des hinteren Teiles des Schlundkopfes zu innervieren. — Ich will daher alle zuletzt genannten Nerven mit dem Namen Nervi pharyngei bezeichnen, da sie mehr oder weniger doch mit dem Pharynx in Zusammenhang stehen.

Von der Oberseite des Unterschlundganglions entspringen endlich noch die Nervi sympathici auf beiden Seiten des Ganglions vom hinteren, lateralen Rande abgehend, oft auch asymmetrisch, der eine etwas weiter vorn, der andre etwas weiter hinten. Sie steigen etwas nach oben und legen sich dann auf der rechten und linken Seite an den Oesophagus an, verwachsen mit seiner Wandung und ziehen nach hinten. Es sind gut sichtbare, rundliche Nerven.

Bei *Octopus* verlassen sie das Ganglion nicht von der Oberseite wie bei *Eledone*, sondern von seinem Hinterrande aus. Dasselbe ist auch bei *Argonauta* der Fall. Bei *Opisthoteuthis* entspringen sie an der Innenseite der beiden Ganglien.

25. Der Nervus sympathicus und das Ganglion gastricum.

Die beiden sympathischen Nerven, deren Ursprung wir soeben festgestellt haben, laufen an der Wandung der Speiseröhre nach hinten, ziehen mit ihr durch das Gehirn und behalten bis kurz vor den Kropf

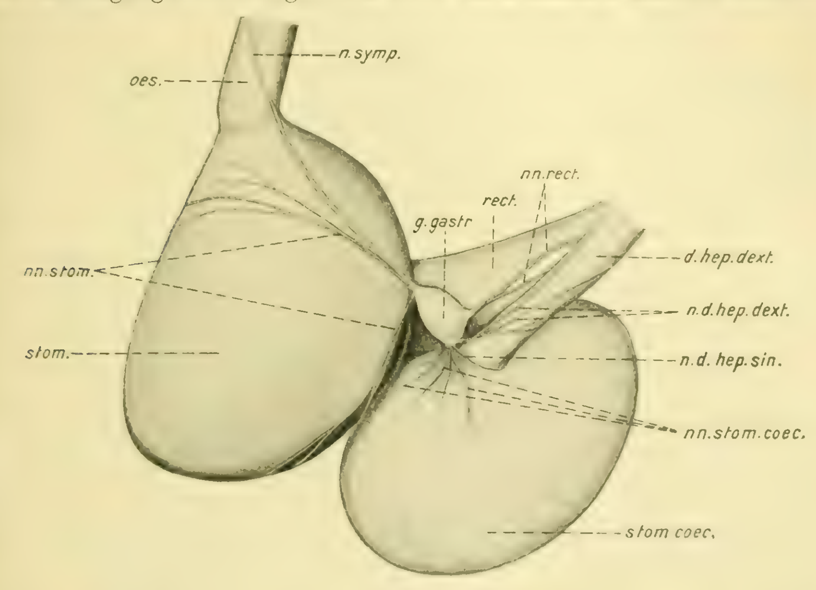
ihre Stärke bei. In geringer Entfernung vor demselben fand ich eine längere Anastomose zwischen ihnen, die mir regelmäßig vorhanden zu sein scheint. Von dieser Stelle an lassen sich die Nerven nicht weiter verfolgen. Sie zweigen sich jedenfalls auf der Dorsalseite des Kropfes in feine Ästchen auf und führen so eine Innervierung desselben herbei. Erst am Ende des Kropfes erscheint der Sympathicus an der rechten Seite des Oesophagus wieder, um in dessen Serosa weiter nach hinten zu ziehen und in das Magenganglion einzudringen.

Bei einem besonders schön konservierten Exemplar habe ich den rechten Sympathicus schräg über den Kropf hinwegziehend in seiner ganzen Länge verfolgt. Er setzte sich also hier direkt bis zum Magenganglion fort, während der linke Nerv sich, nachdem er mit dem rechten anastomosiert hatte, auf dem Kropfe aufzuzweigen schien. Vielleicht ist das das tatsächliche Verhalten. Jedenfalls habe ich hinter dem Kropf sowohl bei *Eledone* als auch bei *Octopus* stets nur einen Sympathicus gesehen, der die Verbindung mit dem Magenganglion herstellt, ein Verhalten, das übrigens auch Chéron für *Eledone* und van Beneden für *Argonauta* festgestellt hat.

Ob in dem »Ligament«, das eine Verbindung zwischen Aorta cephalica und Kropf vermittelt (vgl. Grimpe, S. 599), Nervenzweige des Sympathicus auf die Aorta übergehen, konnte ich makroskopisch nicht entscheiden, doch hat neuerdings Herr Dr. Grimpe auf Querschnitten durch dieses Ligament Nerven nachgewiesen, so daß eine Innervierung der Kopfaorta vom Sympathicus aus als sehr wahrscheinlich gelten muß.

Das Magenganglion = Ganglion gastricum (Textfig. 13 *g.gastr.*) ist ein etwa $2^1/_2$ mm langes Ganglion, dessen Gestalt man am besten als birnförmig bezeichnet. Es ist an seiner Oberfläche ziemlich gewölbt und entläßt von den drei abgerundeten Ecken eine große Anzahl Nerven. Dieses Ganglion liegt in der Nische zwischen Magen, Rectum und Spiralcoecum dem Rectum aufgelagert. Man präpariert es am besten von dorsal, indem man die Leberkapsel entlang dem Kropf und dem Oesophagus bis zum Magen aufschneidet, und dann den letzteren, der zunächst Rectum und Spiralcoecum bedeckt, nach außen klappt. Man trifft dann in diesem Winkel auf ein Knötchen, das zunächst von Bindegewebe noch bedeckt wird, und sieht auch die abgehenden Nerven durchschimmern. So soll es auch betrachtet werden, wir haben es zugleich in der richtigen Lage, die umgeklappte Magenseite ist demnach die ventrale. Das Ganglion liegt also ventral vom Hauptmagen.

Zunächst fällt eine größere Anzahl stärkerer Nerven auf, die von der rechten hinteren Ecke entspringen und das Spiralcoecum innervieren. Sie münden strahlenförmig auf der Dorsalseite des Spiralmagens, verzweigen sich zum Teil und dringen in die Wandung des Spiralcoecums ein. Wir wollen sie als Nervi stomachi coeci bezeichnen. Ich konnte mit leichter Mühe ein halbes Dutzend und mehr zählen. Von derselben Stelle entspringen auch die Nerven, die an den rechten Lebergang (Gallengang) herangehen, die Nervi ductus hepatis. Es sind etwa drei stärkere Nerven, die sich auf allen Seiten des Gallenganges verzweigen und auch untereinander anastomosierend



Textfig. 13.

Magenganglion von *Eledone moschata* von dorsal. (Der Hauptmagen ist nach außen geklappt, so daß man auf seine Ventralseite blickt.) Vergr. etwa $3^1/_2:1$.

mit ihm in die Leber eindringen. Gleichzeitig wird von hier aus auch der linke Gallengang versorgt, indem ein Zweig um den rechten sich herumschlingt und dann seinem Laufe folgt (*n.d.hep.sin.* auf Textfig. 13). Doch geht der Hauptast zwischen rechtem Gallengang und Rectum in die Tiefe und verzweigt sich dann reich in der Wand des linken Gallenganges. — Von dem rechten, vorderen Winkel des Ganglion gehen die Nerven aus, die das Rectum versorgen, die Nervi rectales, ich bemerkte entweder zwei stärkere oder einen stärkeren und mehrere schwächere. Sie legen sich innig der Serosa des Rectums an und verschwinden bald in seiner dorsalen Wandung. — Was nun

die Innervierung des Magens selbst anlangt, so fand ich typisch folgende Verhältnisse vor: die Mageninnervierung erfolgt von der linken Ecke des Ganglions aus, dort, wo der Sympathicus austritt. Und zwar gehen mehrere Äste, darunter ein stärkerer, nahe dem vorderen Rande des Magens hin und innervieren den ventralen Teil dieses Bezirkes. Der stärkere Ast biegt sogar auf das Dorsum um und versorgt vielleicht dieses mit, auf jeden Fall aber den lateralen Rand des Magens. Ein zweiter stärkerer Nervus stomachi läuft am medialen Rande des Magens entlang, auch er geht auf das Dorsum über, indem er sich in zwei Äste teilt. Das ist eine ganz typische Verzweigung, die ich immer wiederkehrend gefunden habe. In demselben Winkel mündet noch der Sympathicus, er dürfte wohl der stärkste Nerv des ganzen Ganglions sein. Er zieht schräg über die Ventralseite des Magens nach dem Oesophagus, wo er an dessen linkem (von dorsal gesehen: rechtem) Rande nach vorn steigt. Über seinen weiteren Verlauf ist schon oben berichtet worden.

Das Magenganglion von *Octopus* weist gegenüber dem von *Eledone* keine besonderen Unterschiede auf. — Eine Commissur desselben mit dem Visceralsystem konnte ich bei keiner Form entdecken, ist für die Octopoden bisher auch noch nicht beschrieben worden.

Trotzdem das Ganglion gastricum nicht allzuleicht zu präparieren ist, haben die früheren Autoren seiner Untersuchung eine besondere Sorgfalt gewidmet, und Chérons Fertigkeit der Präparation muß hier rühmend hervorgehoben werden. Ebenso erstaunlich ist die Leistung van Benedens, der uns eine ausgezeichnete Beschreibung und eine treffliche Zeichnung für das Magenganglion von *Argonauta* gibt. Da letzteres sehr große Ähnlichkeit mit dem von *Octopus* und *Eledone* besitzt, kann ich hier ganz auf diesen Autor verweisen. Meyer beschreibt das Magenganglion von *Opisthoteuthis* unter dem Namen Ganglion splanchnicum.

Zusammenfassung.

Das Centralnervensystem der Octopodiden (*Eledone moschata* und *Octopus vulgaris*) setzt sich aus folgenden Ganglien zusammen:

Ganglion cerebrale, G. viscerale, G. pedale, G. brachiale, G. buccale superius, dazu das G. buccale inferius.

Diese Ganglien sind äußerlich sichtbar durch folgende Commissuren verbunden:

Commissura lateralis posterior, C. lateralis anterior, C. ganglii brachialis und C. buccalis superior inferior.

In das periphere Nervensystem sind folgende ganglionären Bildungen eingeschaltet:

Ganglion opticum, G. pedunculi, G. ophthalmicum superius, G. stellatum, G. cardiacum, G. cardiobranchiale, GG. branchialia, G. infundibuli, G. ophthalmicum inferius, G. subradulare, G. gastricum.

Als Verlauf und Verbreitungsgebiet der aus dem Gehirn entspringenden peripheren Nerven wurde nach den anatomischen Befunden festgestellt:

I. Vom Ganglion cerebrale aus:
1. Nervus opticus: Retina.
2. Nervus olfactorius: Geruchsorgan.
3. Nervus ophthalmicus superior posterior: Iris, hintere Partie der Muskelhaut, dorsale Augenkapsel, hintere Nuchalispartie, Ringmuskel des Auges, Haut, subcutanes Bindegewebe der hinteren, oberen Hälfte des Auges.
4. Nervus ophthalmicus superior medius: Muskelhaut, ev. auch Argentea externa des oberen Teiles des Augenbulbus.
5. Nervus ophthalmicus superior anterior: vordere Partie der Muskelhaut, ev. auch Argentea externa des oberen Teiles des Augenbulbus.

II. Vom Ganglion viscerale aus:
1. Nervus oculomotorius posterior: hinterer, ventraler Augenmuskel.
2. Nervus capsulae hepaticae anterior: vorderer Bereich der muskulösen Leberkapsel.
3. Nervus capsulae hepaticae posterior: hinterer, oberer Bereich der muskulösen Leberkapsel.
4. Nervus pallialis: muskulöse Leberkapsel, Musculus adductor pallii lateralis, Mantel.
5. Nervus collaris: Musculus collaris.
6. Nervus visceralis: Vena cava, hintere Partie des Musculus adductor pallii medianus, Musculus depressor infundibuli, Endabschnitt des Rectum, Tintenbeutel, Diaphragma musculare, Harnsack, Herz, Ausführungsgang der Geschlechtsorgane, Kiemenherz, Nephridialanhänge (?), Kieme.
7. Nervus infundibuli posterior: hinteres Trichterdrittel, inneres Blatt des Collaris, Trichterschließapparat.

8. Nervus venae cavae posterior: (nur bei *Eledone*) Vena cava.
9. Nervus venae cavae anterior: Vena cava.

III. Vom Ganglion pedale aus:

1. Nervus staticus: Macula und Crista statica.
2. Nervus infundibuli anterior: die beiden vorderen Trichterdrittel, Musculus adductor infundibuli medialis, Musculus adductor infundibuli lateralis.
3. Nervus musculi adductoris pallii mediani: vordere Partie des Musculus adductor pallii medianus.
4. Nervus ophthalmicus inferior: ventrale Augenkapsel, hintere, untere Hälfte des Augenlides, ventraler schmaler Augenmuskel.
5. Nervus oculomotorius anterior: vorderer, ventraler fächerförmiger Augenmuskel.

IV. Vom Ganglion brachiale aus:

1. Nervi brachiales: Arme und Saugnäpfe.
2. Nervi antorbitales superiores: dorsale Pfeilermuskulatur, vordere, obere Hälfte des Augenlides (Bindegewebe, Haut), vordere Nuchalispartie.
3. Nervus antorbitalis inferior: vordere Hälfte des unteren Augenlides, ventrale Pfeilermuskulatur.
4. Nervi interbrachiales: seitliche und ventrale Pfeilermuskulatur.

V. Vom Ganglion buccale superius aus:

1. Nervi labiales: Ringmuskelwulst um die Kiefer (Lippen).
2. Nervus mandibularis: hintere Speicheldrüsen, ev. Submaxillardrüse, Unterkiefermuskulatur.

VI. Vom Ganglion buccale inferius aus:

1. Nervus maxillaris: Oberkiefermuskulatur.
2. Nervi pharyngei: Endabschnitt des Oesophagus, hintere Pharynxmuskulatur, ev. vordere Speicheldrüsen.
3. Nervus sympathicus: Oesophagus, Kropf, ev. Aorta cephalica. Das Ganglion gastricum gibt Nerven an die Lebergänge, Hauptmagen, Spiralmagen und Rectum ab.

Schlußbetrachtung.

Überblicken wir zum Schluß noch einmal unsre Resultate über den Bau des Nervensystems der Octopoden, so erscheint mir von Wich-

tigkeit, nochmals auf die verschiedenartige Konzentration der Gehirnganglien bei den einzelnen Familien aufmerksam zu machen. Wählen wir den Grad der Konzentration als Kriterium, so finden wir, daß in bezug auf die Unterschlundmasse die Bolitaeniden sich am meisten den Decapoden, speziell den Myopsiden nähern, da sie noch ein vom Pedale deutlich abgesetztes Ganglion brachiale besitzen. Es folgen die Octopodiden, bei denen äußerlich keine Trennung dieser beiden Ganglien mehr wahrzunehmen ist, schließlich die Philonexiden, bei denen der Grad der Konzentration vielleicht den Höhepunkt erreicht hat. Höchstens *Opisthoteuthis* dürfte sie hierin noch überbieten, wenn auch nur um weniges, während *Cirroteuthis* auf etwa gleicher Stufe mit ihnen steht. — Betrachten wir die Oberschlundmasse, so bemerken wir ein auffälliges Abnehmen der Breite derselben von den Bolitaeniden über die Octopodiden nach den Philonexiden zu und im Zusammenhang damit ein Anwachsen der Länge der Seitencommissuren, die z. B. bei *Argonauta* ganz gewaltig entwickelt sind. Außerdem haben wir bei den Bolitaeniden und Octopodiden noch ein vom Cerebralganglion deutlich abgeschnürtes Ganglion buccale superius, während bei den Philonexiden auch hierin die Konzentration wieder gewachsen ist, indem oberes Buccalganglion und Lobus frontalis superior miteinander verschmelzen. In diesem Punkte lassen sich *Cirroteuthis* und *Opisthoteuthis* unserer Reihe nicht angliedern, da beide Formen wieder viel kürzere Seitencommissuren besitzen, fernerhin findet sich bei *Cirroteuthis* ein vom Cerebrale deutlich abgegrenztes Ganglion buccale superius, was jedenfalls auch bei *Opisthoteuthis* der Fall ist. — Fernerhin wollen wir der allmählichen Verkürzung der Commissurae buccales superiores inferiores gedenken, die wieder typisch die Reihe Bolitaenidae—Octopodidae—Philonexidae einhält, um aber auch hier bei den Cirroteuthiden den höchsten Grad der Verkürzung zu erreichen. — Schließlich haben wir auch am Ganglion buccale inferius eine eigentümliche Gesetzmäßigkeit, die unsere Reihe unterstützt, indem nämlich bei *Eledonella* noch die Hälfte des Ganglions zweigeteilt ist, bei *Eledone* und *Octopus* eine leichte Ausbuchtung noch die Doppelnatur des Ganglions angibt, während bei *Argonauta* die Verschmelzung der beiden Ganglien so weit fortgeschritten ist, daß ich keine Andeutung einer Zweiteilung mehr finden konnte. Dagegen ist nun wieder von Interesse, daß bei *Cirroteuthis* und *Opisthoteuthis* zwei vollständig getrennte, nur durch eine Commissur verbundene Unterschlundganglien sich vorfinden, ein Fall, der, soviel mir bekannt ist, ganz einzigartig bei den Dibranchiaten dasteht.

Ziehen wir nun das Fazit aus diesen Beobachtungen, so dürfte die schöne, vollkommen gesetzmäßige Steigerung der Gehirnkonzentration bei den drei zuerst besprochenen Octopodenfamilien den Gedanken aufdrängen, daß wir es hier mit einer Entwicklungsreihe zu tun haben, an deren einem Ende die Bolitaeniden stehen, deren andres Ende die Philonexiden einnehmen, während die Octopodiden die Mitte bilden, die Reihe Bolitaenidae → Octopodidae → Philonexidae. Welche Familien die niedere, und welche die höhere Organisationsstufe darstellen, das sei vorläufig noch dahingestellt. — Ob die Cirroteuthiden das Endglied dieser Reihe bilden, läßt sich nach dem Nervensystem allein schwer entscheiden. Dafür spricht zwar die starke Konzentration der Unterschlundmasse (die aber bei *Cirroteuthis* auch kaum größer sein wird als bei *Argonauta*, während die zweifellos stärkere bei *Opisthoteuthis* auch mechanisch durch die Zusammenpressung des Körpers bedingt sein kann) und die größtmögliche Verkürzung der Unterschlundcommissuren; dagegen spricht außer der vollkommenen Trennung der beiden Unterschlundganglien vor allem die deutliche Abgrenzung des Ganglion cerebrale vom Ganglion buccale superius. Meines Erachtens nach dürften die Cirroteuthiden eine Seitenfamilie der Octopoden darstellen, die sich an irgendeiner Stelle der erwähnten Entwicklungsreihe, vielleicht auch von der Octopodenstammform (das vermag ich nicht zu entscheiden) abgezweigt haben. Damit befinde ich mich auch mit Meyer im Einklang.

Von den übrigen Ergebnissen der Arbeit möchte ich in zweiter Linie noch auf das Commissurensystem eingehen. Eine endgültige Klarheit dürfte über die Armnervencommissuren geschaffen sein, die sich bei sämtlichen Familien ohne Ausnahme als gleichartig gebaute Doppelcommissuren erwiesen haben, so daß wir die Doppelcommissur als typischen Bestandteil der Octopodenorganisation auffassen müssen. Nicht in gleichem Maße dürfte das für die Armgangliencommissuren zutreffen, hier wurde nur *Eledone*, *Octopus*, *Eledonella* und *Opisthoteuthis* eine derartige Commissur zugestanden; wahrscheinlich ist sie auch bei *Ocythoe* und *Tremoctopus* vorhanden, dagegen konnte sie bei *Argonauta* und *Cirroteuthis* bisher nicht entdeckt werden. Wir haben es also hier mit einer Commissur zu tun, die zwar nur den Octopoden zukommt (den Decapoden fehlt sie gänzlich), von der aber erst noch nachgewiesen werden muß, ob sie ihnen wirklich ohne Ausnahme zusteht. — Zuletzt sei noch der Visceraliscommissur gedacht. Die Existenz einer Commissura visceralis anterior, die der der Decapoden homolog wäre, hat sich als Irrtum herausgestellt; dagegen wurde eine

der Commissura visceralis posterior der Decapoden homologe Commissura visceralis bei *Octopus* und *Argonauta* mit Sicherheit festgestellt, nicht aber bei *Eledone*. Für die übrigen Formen ist keine beschrieben worden, was aber immerhin noch nicht besagen will, daß keine vorhanden ist. — Eine Pallialiscommissur existiert bei den Octopoden nicht.

Abstrahieren wir einmal von den Armgangliencommissuren, die mir weniger von Bedeutung zu sein scheinen, und die nach Pelseneer ja ruhig als eine Konsequenz der Ausdehnung der Armganglien nach oben aufgefaßt werden können, so zeigt sich ein Schwinden der Commissuren von den Oegopsiden nach den Octopoden zu. Nicht nur die Commissurae cerebrobuccales, die beiden Visceralis- und die Pallialiscommissuren sind bei den Oegopsiden vorhanden, sondern dazu kommen noch (vgl. Richter) Branchialcommissuren, Commissuren, die Magenganglion und Visceralsystem in Verbindung setzen und Rami reunientes der Augennerven und der Armganglien. Für die Myopsiden ist außer der Commissura cerebrobuccalis und der Commissura visceralis posterior noch eine Pallialiscommissur für *Loligo* nachgewiesen (v. Jhering, S. 257), und weiter hat Hillig eine, wenn auch nicht gerade sehr vollendete Commissura visceralis anterior für *Sepia* beschrieben. Bei den Octopoden ist nur die feine Commissura visceralis, die sich bei *Octopus* und *Argonauta* noch vorfindet, ein letzter Rest des reichen Commissurensystems der Oegopsiden. — Auch im peripheren Nervensystem zeigen die Octopoden eine erfreuliche Einfachheit und Klarheit der Verhältnisse, man vergleiche nur einmal die beiden Übersichtszeichnungen über das Nervensystem von *Stenoteuthis* (vgl. Richter, Taf. IV) mit seiner großen Zahl von Nerven und Nervenverzweigungen mit meiner Zeichnung des Nervensystems von *Eledone* (Taf. XIII, Fig. 2), ebenso das Visceralsystem dieser beiden Tiere.

So haben wir zwei Momente erhalten, die für die Octopodenphylogenie verwertet werden können, die Konzentration des Centralnervensystems und der einfache morphologische Bau des peripheren Nervensystems. Spiegeln diese Momente nun primitive Verhältnisse wieder, oder hat die Natur mit einem so vollendeten Nervensystem die höchststehenden Formen der Cephalopodenklasse ausgestattet? — Zwei Ansichten stehen sich hier gegenüber. Nach Chun bilden die Oegopsiden den ursprünglicheren Typus, während die Octopoden infolge ihrer höheren Konzentration des Nervensystems den abgeänderten Typus darstellen. Und nach dieser Auffassung würde unsere

Octopodenreihe mit den Bolitaeniden beginnen und mit den Philonexiden die höchste Entwicklungsstufe erreichen. Dieser Ansicht möchte auch ich zuneigen. — Anders v. Jhering, der die Octopoden gerade wegen der Konzentration ihres Gehirns (Verschmelzung des Suprapharyngealganglions [= Ganglion buccale superius] mit dem Cerebrum [= Ganglion cerebrale]) als die phylogenetisch älteren Formen auffaßt, da Gastropoden und Tetrabranchiaten ja dieselben Charaktere zeigen. v. Jhering hat seine Ausführungen (S. 261) mit folgenden Worten beendet: »Sollte sich nun zeigen, daß jene Abtrennung des Suprapharyngealganglions nur für einen Teil der Decapoden charakteristisch, etwa bei *Spirula* noch nicht vorhanden ist, so würde man wohl nicht genötigt sein, die betreffenden Verhältnisse bei den Octopoden auf sekundäre Verschmelzung zurückzuführen, welche Annahme mir unabweisbar scheint, für den Fall, daß auch *Spirula* bezüglich des Suprapharyngealganglion das gleiche Verhalten wie die Sepiaden zeigt.« — Das Resultat für *Spirula* ist aber jetzt da. Chun hat auch für diese Form ein vom Ganglion cerebrale vollkommen abgetrenntes Ganglion buccale superius nachgewiesen (analog dem Verhalten bei den übrigen Myopsiden), ein oberes Buccalganglion, welches sogar ziemlich weit vom Gehirn entfernt ist. — Damit ist aber diese Beweisführung Jherings für seine Phylogenie hinfällig geworden.

Mit diesem Ausblick soll diese Arbeit geschlossen werden, indem ich es berufenerer Seite überlasse, phylogenetische Schlußfolgerungen zu ziehen, für die ja auch die übrigen Organsysteme mit in Betracht gezogen sein wollen. Möchten die letzten Arbeiten über das Nervensystem der Dibranchiaten einige Bausteine zum Bau der Cephalopodenphylogenie beigetragen haben!

Leipzig, am 28. Februar 1914.

Literaturverzeichnis.

1886. A. Appellöf, Japanska Cephalopoder. Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Tjuguförste Bandet. Nr. 13. Stockholm 1884—1887.

1889. — Teuthologische Beiträge I. Bergens Museums Aarsberetning for 1889. Bergen 1890.

1909. V. Bauer, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. XIX. Berlin 1908—1909.

1838. J. van Beneden, Mémoire sur l'Argonaute. Nouveaux Mémoires de l'Academie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles. Tome XI. Bruxelles 1838.

1900. F. Botazzi et P. Enriques, Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral des Aplysies et de quelques Céphalopodes. Archives Italiennes de Biologie. Tome XXXIV. Fasc. I. Turin 1900.

1879. J. Brock, Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der dibranchiaten Cephalopoden. Sitzungsberichte der phys.-medizinischen Gesellschaft zu Erlangen 1879.

1880. — Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphologisches Jahrbuch. Bd. VI. Leipzig 1880.

1905. J. Carlson, Comparative physiology of the invertebrate heart. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hall, Mass. Vol. VIII. Woods Hall Mass. 1904/05.

1866. Jules Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Annales des Sciences Naturelles. Cinquième Série. Zoologie. Tome V. Paris 1866.

1910. C. Chun, Die Cephalopoden. I. Teil: Oegopsida. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefseeexpedition auf dem Dampfer »Valdivia«. 1898/1899. Bd. XVIII. Jena 1910.

1910. — Spirula australis Lam. Berichte der mathematisch-physikalischen Klasse der Königlich-Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Bd. LXII.

1911. — Cirrothauma ein blinder Cephalopod. Dekanatsbericht der philosophischen Fakultät der Universität Leipzig. Jahrg. 1910/11.

1878. J. Dietl, Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. I. Abt. (Cephalopoden, Tethys.). Sitzungsberichte der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Bd. LXXVII. I. Abteilung. Wien 1878.

1878. L. Fredericq, Recherches sur la physiologie du Poulpe Commun (Octopus vulgaris). Archives de Zoologie Expérimentale et générale. Tome VII. Paris 1878.

1878. Fritsch, Vorlegung eines Präparates des Nervensystemes von Eledone. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde. Berlin 1878.

1895. S. Fuchs, Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cehalopoden. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. (Pflüger.) Bd. LX. Bonn 1895.

1881. P. Girod, Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome X. Paris 1882.

1886. C. Grobben, Zur Kenntnis der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest. Tom. VII. Wien 1886.

1913. B. Haller, Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. LXXXI. Bonn 1913.

1903. R. Hamlyn-Harris, Die Statocysten der Cephalopoden. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. XVIII. Jena 1903.

1904. H. Heinrich, Über den Schlundkopf einiger dibranchiaten Cephalopoden. Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. LXXVII. Halle 1904.

1865. V. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XV. Leipzig 1865.

1900. K. Hescheler, Mollusca. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere von Arnold Lang. 2. Aufl. Bd. III. 1. Lieferung. Jena 1900.

1912. R. Hillig, Das Nervensystem von Sepia officinalis L. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. CI. Leipzig 1912.

1886. E. Hoyle, Report on the Cephalopoda. Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Zoology. Vol. XVI. London 1886.

1895. H. Huxley and P. Pelseneer, Report on the specimen of the Genus Spirula. Report on the scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger. Second Part. Appendix. (Zoology, Part 83.) London 1895.

1877. H. v. Jhering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

1887. G. Jatta, La vera origine del nervo olfattivo nei Cefalopodi. Bolletino della Società di Naturalisti in Napoli. Anno I, fasc.2. 1887.

1887. — Sopra il così detto ganglio olfattivo dei cefalopodi. Bolletino della Società di Naturalisti in Napoli. Anno I, fasc. I. 1887.

1896. — I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli. (Sistematica.) Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. 23. Monographie. Berlin 1896.

— Descrizione del Sistema nervoso degli Octopodi. Handschriftlicher Nachlaß. Zoologische Station zu Neapel.

1885. L. Joubin, Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. Archives de Zoologie expérimentale et générale. 2. Série. Tome III. Paris 1885.

1887. — Recherches sur la morphologie comparée des glandes salivaires. Archives de Zoologie expérimentale et générale. Deuxième Série. Tome V. Paris 1887.

1866. W. Keferstein, Kopffüßer, Cephalopoda. Bronns Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. III. 2. Abth. Leipzig und Heidelberg 1862—1866.

1896. F. Kopsch, Das Augenganglion der Cephalopoden. Vorläufige Mitteilung. Anatomischer Anzeiger. Bd. XI. Jena 1896.

1899. — Mitteilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XVI. Leipzig 1899.

1896. R. Krause, Die Speicheldrüsen der Cephalopoden. Centralblatt für Physiologie. Bd. IX. Leipzig und Wien 1896.

1897. — Über Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden. Sitzungsberichte der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. XXXIII. Berlin 1897.

1896. M. v. LENHOSSÉK, Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. XLVII. Bonn 1896.

1902. R. MAGNUS, Die Pupillenreaktion der Octopoden. Archiv für die gesamte Physiologie von PFLÜGER. Bd. XCII. Bonn 1902.

1906. T. MEYER, Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa (IJIMA und IKEDA). Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. LXXXV. Leipzig 1906.

1913. — Tintenfische mit besonderer Berücksichtigung von Sepia und Octopus. Monographien einheimischer Tiere. Herausgeg. von Prof. ZIEGLER und WOLTERECK. Bd. VI. Leipzig 1913.

1906. J. MADRID MORENO, Las terminaciones nerviosas sensitivas en las ventosas del Pulpo commun. Revista de la Real Academia de Ciencias exactas, fisicas y naturales de Madrid. Tomo IV. 1906.

1912. A. NAEF, Teuthologische Notizen. 8. Die Familien der Octopoden. Zoologischer Anzeiger. Bd. XL. Leipzig 1912.

1867. P. OWSJANNIKOW und A. KOWALEWSKY, Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mémoires de l'académie impériale des sciences de Saint-Pétersbourg. VII. Série. Tome XI. Nr. 3. Saint-Pétersbourg 1868.

1888. P. PELSENEER, Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Archives de Biologie. Tome VIII. Paris 1888.

1899. — Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques Archaiques. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers publiés par l'académie royale de Belgique. Tome LVII. Bruxelles 1898—1899.

1869. M. PELVET, De l'influence du système nerveux sur les changements de la peau et les mouvements des ventouses chez le poulpe. Comptes rendus des séances et mémoires de la société de biologie. Tome IV. de la IV. Série. Paris 1869.

1903. A. PETTIT, Sur les enveloppes des centres nerveux. Bulletin du Muséum d'histoire naturelle. Tome neuvième. Paris 1903.

1877. G. PFEFFER, Notiz über die Commissur zwischen den beiden Ganglia stellata der Cephalopoda Octopoda. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXX. Leipzig 1878.

1884. B. RANSOM, On the cardiac rhythm of Invertebrata. The journal of Physiology. Vol. V. Cambridge.

1846. T. REINHARDT og V. PROSCH, Om Sciadephorus Mülleri (Eschr.). En Undersögelse af J. T. REINHARDT og V. PROSCH. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger. Tolfte Deel. Kjöbenhavn 1846.

1913. K. RICHTER, Das Nervensystem der Oegopsiden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. CVI. Leipzig 1913.

1890. J. STEINER, Die Funktionen des Centralnervensystems der wirbellosen Tiere. Sitzungsberichte der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Jahrg. 1890. 1. Halbband. Berlin 1890.

1895. J. v. UEXKÜLL, Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. IV. Zur Analyse der Funktionen des Centralnervensystems. Zeitschrift für Biologie. Bd. XXXI. München und Leipzig 1895.

1908. B. Watkinson, Untersuchungen über die sogenannten Geruchsorgane der Cephalopoden. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XLIV. Jena 1908.

1910. G. Wülker, Über japanische Cephalopoden. Abhandlungen der II. Klasse der K. bayrischen Akademie der Wissenschaften. III. Suppl.-Band. 1. Abhandlung. München 1910.

Erklärung der Abkürzungen.

An.nn.ophth., Anastomose der Ophthalmici superiores;
Ans.d.m.coll., Ansatz des Musculus collaris;
Ans.d.m.add.inf.lat., Ansatz des Musculus adductor infundibuli lateralis;
Ans.d.m.add.inf.med., Ansatz des Musculus adductor infundibuli medialis;
Ao.post., Aorta posterior;
Arg.ext., Argentea externa;
art.bucc., Arteria buccalis;
art.branch., Arteria branchialis;
Aug.Bulb., Augenbulbus;
Aug.Kaps., Augenkapsel;
Aug.Musk.$_1$, vorderer, ventraler, fächerförmiger Augenmuskel;
Aug.Musk.$_2$, ventraler, schmaler, langgestreckter Augenmuskel;
Aug.Musk.$_3$, hinterer, ventraler, großer Augenmuskel;
atr., Atramentum, Tintenbeutel;
c., Commissur der Ganglia subradularia;
c.bucc.sup.inf., Commissura buccalis superior inferior;
c.g.brach., Commissura ganglii brachialis;
cc.interbrach., Commissurae interbrachiales;
c.lat.ant., Commissura lateralis anterior;
c.lat.post., Commissura lateralis posterior;
c.visc., Commissura visceralis;
cr.pedunc., Crista pedunculi;
d.gl.abd., Ductus glandulae abdominalis, Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen;
d.gl.bucc., Ductus glandulae buccalis, Ausführungsgang der vorderen Speicheldrüsen;
d.hep.dext., Ductus hepaticus dexter, rechter Leber-(Gallen)gang;
dors.Pf.Musk., dorsale Pfeilermuskulatur;
Dst.d.n.visc., Durchtrittsstelle des Nervus visceralis;
for.cer., Foramen cerebri, Gehirnloch;
gg.ac., Saugnapfganglien;
g.brach., Ganglion brachiale;
gg.branch., Ganglia branchialia;
g.bucc.inf., Ganglion buccale inferius;
g.bucc.sup., Ganglion buccale superius;
g.card., Ganglion cardiacum;
g.card.branch., Ganglion cardiobranchiale;
g.cer., Ganglion cerebrale;

g.gastr., Ganglion gastricum;
g.infd., Ganglion infundibuli;
g.ophth.inf., Ganglion ophthalmicum inferius;
g.ophth.sup., Ganglion ophthalmicum superius;
g.opt., Ganglion opticum;
g.ped., Ganglion pedale;
g.pedunc., Ganglion pedunculi;
g.subr., Ganglion subradulare;
g.visc., Ganglion viscerale;
Geh.Kaps., Gehirnkapsel;
gl.bucc., Glandula buccalis;
gl.subm., Glandula submaxillaris;
gyr.med., Gyrus medianus;
gyr.lat., Gyrus lateralis;
hint.A., hinterer Ast;
hv., Herzvorhof;
Hv., Herzventrikel;
Kh., Kiemenherz;
Kn., Knorpel;
Leb.Kaps., Leberkapsel;
lob.bas.ant., Lobus basalis anterior;
lob.bas.post., Lobus basalis posterior;
lob.front.inf., Lobus frontalis inferior;
lob.front.sup., Lobus frontalis superior;
lob.vert., Lobus verticalis;
m.nuch., Musculus nuchalis;
Musk.Haut, Muskelhaut;
n.abd., Nervus abdominalis;
nn.ac., Saugnapfnerven;
n.antorb.inf., Nervus antorbitalis inferior;
nn.antorb.sup., Nervi antorbitales superiores;
n.atr., Nervus atramenti;
*n.brach.*1.2.3.4., Nervus brachialis 1. 2.3. 4.;
n.branch., Nervus branchialis;
n.caps.hep.ant., *n.c.h.a.*, Nervus capsulae hepaticae anterior;
n.caps.hep.post., *n.c.h.p.*, Nervus capsulae hepaticae posterior;
n.coll., Nervus collaris;
n.cord., Nervus cordis;
n.cord.branch., Nervus cordis branchialis;
n.d.hep.dext., Nervus ductus hepatici dextri;
n.d.hep.sin., Nervus ductus hepatici sinistri;
nn.gl.abd., Nervi glandulae abdominalis;
n.infd.ant., Nervus infundibuli anterior;
n.infd.post., Nervus infundibuli posterior;
nn.interbrach., Nervi interbrachiales;
nn.lab., Nervi labiales;
n.m.add.pall.med., Nervus musculi adductoris pallii mediani;
n.m.depr.infd., Nervus musculi depressoris infundibuli;

n.mand., Nervus mandibularis (= N. buccalis nach CHÉRON);
n.max., Nervus maxillaris;
n.oculom.ant., Nervus oculomotorius anterior;
n.oculom.post., Nervus oculomotorius posterior;
n.olf., Nervus olfactorius;
n.ophth.inf., Nervus ophthalmicus inferior;
n.ophth.sup.ant., Nervus ophthalmicus superior anterior;
n.ophth.sup.med., Nervus ophthalmicus superior medius;
n.ophth.sup.post., Nervus ophthalmicus superior posterior;
n.opt., Nervus opticus;
n.ovid., Nervus oviducti;
n.pall., Nervus pallialis;
nn.phar., Nervi pharyngei;
nn.rect., Nervi rectales;
nn.ren., Nervi renales;
n.sacc.ren., Nervus sacci renalis;
n.stat., Nervus staticus;
nn.stom., Nervi stomachi;
nn.stom.coec., Nervi stomachi coeci;
nn.symp., Nervi sympathici;
nn.vas.def., Nervi vasis deferentis;
n.ven.cav.ant., Nervus venae cavae anterior;
n.ven.cav.post., Nervus venae cavae posterior;
n.visc., Nervus visceralis;
Np., Nierenpapille;
Nephr.A., Nephridialanhänge;
o, Öffnung im Orbitalknorpel;
oes, Oesophagus;
Ov, Oviduct;
Pup., Pupille;
Pen., Penis;
Pap.d.d.gl.abd., Papille des hinteren Speicheldrüsengangs;
Qu., Querschnitt;
rr.branch., Rami branchiales;
r.comm., Ramus communicans;
r.irid., Ramus iridicus;
r.m.add.infd.lat., Ramus musculi adductoris infundibuli lateralis;
rr.m.add.pall.med., Rami musculi adductoris pallii mediani;
rr.musc., Rami musculares;
rr.nuch., Rami nuchales;
r.orb., Ramus orbitalis;
rr.ven.cav., Rami venae cavae;
rad.ant., Radix anterior;
rad.post., Radix posterior;
rect., Rectum;
stom., Stomachus;
stom.coec., Stomachus coecus;
Trsa., Trichterschließapparat;

ven.cav., Vena cava. (Unter Vena cava ist immer die Vena cephalica zu verstehen.)

Vord.A., vorderer Ast;

Vbdgae., Verbindungsäste des Nervus mandibularis und des Nervus glandulae abdominalis;

Weiss.Körp., weißer Körper.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Fig. 1. Das centrale Nervensystem von *Eledone moschata* von der Dorsalseite. Vergr. etwa $6^1/_2$: 1.

Fig. 2. Das centrale Nervensystem von *Eledone moschata* von der rechten Seite. (N. mandibularis und C. buccalis superior inferior sind nicht eingezeichnet.) Vergr. etwa $5^1/_2$: 1.

Tafel XIV.

Fig. 3. Linkes Augenganglion und Gehirn von *Eledone moschata* von dorsal. Photogr. Vergr. etwa 3 : 1.

Fig. 4. Linkes Augenganglion und Gehirn von *Octopus vulgaris* von dorsal. Photogr. Vergr. etwa $2^2/_3$: 1.

Fig. 5. Linkes Sternganglion von *Eledone moschata* von ventral. Photogr. Vergr. etwa 2 : 1.

Fig. 6. Linkes Sternganglion von *Octopus vulgaris* von ventral. Photogr. Vergr. etwa 2 : 1.

Fig. 7. Präparat vom Centralnervensystem von *Eledone moschata* von der Dorsalseite. Photogr. Vergr. etwa $2^1/_2$: 1. (Beachte die NN. ophthalmici superiores und antorbitales superiores.)

Fig. 8. Präparat vom Centralnervensystem von *Argonauta argo* von der Dorsalseite. Photogr. Natürliche Größe. (Beachte die Form des G. opticum und G. pedunculi.)

Fig. 9. Präparat vom Centralnervensystem von *Argonauta argo* von der Dorsalseite. Photogr. Natürliche Größe. (Beachte das Gehirn und die Verschmelzung des Lobus frontalis inferior mit dem Ganglion buccale superius.)

Fig. 10. Medianschnitt durch das Gehirn von *Eledone moschata* von der linken Seite. Photogr. Vergr. 3 : 1. (Zeiss-Obj. a^0.)

Fig. 11. Medianschnitt durch das Gehirn von *Eledone moschata* von der rechten Seite. Photogr. Vergr. 3 : 1. (Zeiss-Obj. a^0.) *g.b.s.*, Ganglion buccale superius; *g.br.*, Ganglion brachiale; *g.p.*, Ganglion pedale; *g.v.*, Ganglion viscerale; *G.K.*, Gehörkapsel; *l.b.a.*, Lobus basalis anterior; *l.b.p.*, Lobus basalis posterior; *l.f.i.*, Lobus frontalis inferior; *l.f.s.*, Lobus frontalis superior; *l.v.*, Lobus verticalis; *Oe.K.*, Oesophaguskanal.

Die Photographien verdanke ich dem Hausmeister Hager vom Zoologischen Institut zu Leipzig.

Untersuchungen über den unteren Kehlkopf der Vögel.

I.

Zur Kenntnis der Innervierung.

Von

Richard Conrad.

Mit 6 Figuren im Text.

A. Historischer Entwicklungsgang der Untersuchungen über die Innervation der Syrinx.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit habe ich Herrn Professor VALENTIN HAECKER zu verdanken, der sich selbst früher mit diesem Stoffe beschäftigt hat. Sie hat zum Gegenstand eine Klarlegung verschiedener unsicherer Punkte, welche bezüglich der Innervation der Syrinx bestehen. Ich schicke zunächst eine kurze historische Übersicht voraus, in welcher die wichtigsten Angaben früherer Autoren zusammengestellt sind.

Eine Reihe älterer Forscher (CUVIER, SAVART, WUNDERLICH) beschäftigt sich ausschließlich mit dem Bau und der Muskelkraft der Syrinx, während die Nerven ganz unberücksichtigt bleiben.

JOHANNES MÜLLER erwähnt beiläufig, daß beim Glockenvogel (*Chasmarhynchus carunculatus*) die Muskulatur des unteren Kehlkopfes von einem starken Vagusast versorgt wird.

Eine genauere Darstellung gibt zuerst STANNIUS, der allerdings nur von den Muskeln der Luftröhre im allgemeinen sagt, daß sie von einem, an der Trachea herabsteigenden Aste des Hypoglossus (*R. descendens N. hypoglossi*), der feine Fasern vom N. sympathicus, bisweilen auch vom N. vagus an der Stelle, wo er diesen überquert, aufgenommen hat, und außerdem vom R. recurrens N. vagi innerviert werden.

BONSDORF hält auf Grund von Befunden bei *Corvus cornix* den von STANNIUS angegebenen, an der Luftröhre herablaufenden R. descendens N. hypoglossi für einen Vagusast, der allerdings zum großen

Teile Hypoglossusfasern enthalten soll. Dieser Nerv, den er »R. laryngeus superior« nennt, teilt sich nach ihm kurz oberhalb der Syrinx in zwei Äste von ungefähr gleicher Größe, von denen der äußere in dem M. »furculo-trachealis« und »sterno-trachealis« sich verzweigt und eine äußerst feine Verbindung mit dem N. laryngeus inferior = R. recurrens N. vagi einzugehen scheint. Der innere Ast soll an der Gabelung der Trachea feinste Zweige zur Innenfläche der Syrinx abgeben.

Owen kommt zu ähnlichen Ergebnissen wie Stannius. Auch er gibt an, daß ein Faseraustausch zwischen Vagus und Hypoglossus stattfindet und die Muskeln der Luftröhre von einem Hypoglossusast innerviert werden. Als allgemein vorkommenden Syrinxnerven bezeichnet er den R. recurrens N. vagi.

Gadow betont zuerst die Teilnahme cervicaler Elemente und ist im übrigen der Überzeugung, daß die Muskulatur des unteren Kehlkopfes bei den Vögeln durch den die Trachea begleitenden »R. laryngeus N. hypoglossi« oder den am Oesophagus verlaufenden »R. cervicalis descendens« versorgt wird. Ob er damit meint, daß stets beide Nerven vorhanden sind, ist aus seinem Bericht nicht zu ersehen, ebenso nicht, ob sie eine Verbindung eingehen. In einer Mitteilung aus dem Jahre 1883 kommt er zu dem Schluß, daß die Nervenversorgung der Syrinx »hypoglossal-pharyngeal« sei.

Fürbringer erwähnt ebenfalls die Teilnahme cervicaler Elemente und macht zuerst darauf aufmerksam, daß auch bei nahe verwandten Formen die Anteile der einzelnen Nervenstämme an der Innervierung der Syrinx stark wechseln.

Nach Couvreur verteilt sich ein Hypoglossusast, der die Trachea begleitet, in der Muskulatur des unteren Kehlkopfes. In zweiter Linie kommt nach ihm der R. recurrens N. vagi in Betracht.

Thébault beschäftigte sich wiederholt in mehreren Aufsätzen mit der Innervation der Syrinx. Als Resultat seiner anatomischen und vivisektorischen Untersuchungen an Singvögeln, Krähen, Papageien und Hühnern interessiert vor allem der scharfe Unterschied, den er zwischen Corviden und andren Passeres macht. Bei den ersteren sind stets zwei Äste des Hypoglossus vorhanden, von denen der eine an der Trachea herabsteigende als »N. syringien supérieur«, der andre am Vagus verlaufende als »N. syringien inférieur« bezeichnet wird. Diese vereinigen sich nach ihm kurz oberhalb der Syrinx in einem »Ganglion syringien« und verzweigen sich erst von hier aus unter mannigfacher Anastomosenbildung in der Muskulatur. Vom R. recurrens N. vagi bestreitet er ausdrücklich eine Teilnahme an der Inner-

vation. Bei den Passeres dagegen soll stets ein Ast des R. recurrens N. vagi, für den er bei diesen Formen übrigens gelegentlich ebenfalls die Bezeichnung »syringien inférieur« gebraucht, zum unteren Kehlkopf ziehen und so einen Ersatz bieten für den nach seiner Behauptung hier allgemein fehlenden »syringien inférieur« der Corviden. Auch in diesem Falle, wo also der den Vagus begleitende Ast fehlt, beschreibt er bei *Fringilla linaria* das Vorhandensein eines »ganglion syringien«.

Haecker, der sich bei seinen Untersuchungen auf wenige Arten beschränkte, diese aber eingehend beschrieb und vor allem gute Abbildungen gab, erwähnt von einem derartigen Ganglion nichts. Er fand bei *Corvus corone*, *Pica caudata*, *Garrulus glandarius* und ebenfalls bei *Turdus merula*, daß der untere Kehlkopf von zwei Nerven versorgt wird, dem an der Trachea herabsteigenden »R. cervicalis descendens superior«[1] und dem den Vagus begleitenden »R. cervicalis descendens inferior[2] N. hypoglossi«. Diese beiden Äste vereinigen sich beim Eintritt in die Syrinxmuskulatur zu einem sehr kurzen R. syringeus, der sich in einen dünneren ventralen und stärkeren dorsalen Ast teilt, von dem ein Zweig in den M. sterno-trachealis eindringt. Über das Verhältnis des R. recurrens N. vagi teilt Haecker mit, daß bei *Pica caudata* eine Beteiligung an der Innervation ausgeschlossen sei. Vielmehr begleitet der R. recurrens N. vagi einen Gefäßstrang, der je einen Zweig der Vena und Arteria syringea enthält und die kopfwärts gelegenen Teile des Oesophagus versorgt. Daneben gibt er von *Corvus corone* und *Pica caudata* Abbildungen der zum Plexus cervicalis zusammentretenden Nerven und der Ganglienbildungen bei ihrem Austritt aus dem Schädel.

Setterwall bestätigt im allgemeinen die Ergebnisse der vor ihm angestellten Untersuchungen. Hiernach wären die für die Innervierung des unteren Kehlkopfes in Betracht kommenden Nerven der aus dem Plexus cervicalis hervorgehende Hypoglossus, welcher an der Überkreuzungsstelle mit dem Vagus Fasern von diesem aufgenommen hat, und der R. recurrens N. vagi, über dessen Beteiligung an der Syrinxversorgung, wie wir sahen, die Meinungen ziemlich geteilt sind. Bei den Arten, die Setterwall untersuchte, hat er übrigens eine Anastomose zwischen Vagus und Hypoglossus nie deutlich feststellen können. Es sind dies: *Turdus merula*, *T. pilaris*, *Luscinia*

---

[1] superior, weil im aufgeschnittenen Tiere mehr oberflächlich gelegen.

[2] inferior, wegen seiner tieferen Lage.

rubecula, *Sylvia atricapilla*, *Muscicapa grisola*, *Lanius excubitor*, *Emberiza citrinella*, *Pyrrhula vulgaris*, *Fringilla coelebs*, *Sturnus vulgaris*, *Pica caudata*, *Corvus cornix*, *C. monedula* und *Ampelis garrulus*. Den an der Trachea verlaufenden Nerven, für welchen er THÉBAULTS Bezeichnung »Syringeus superior« wieder einführt, hat er bei sämtlichen Arten gefunden, während der den Vagus begleitende Ast, den er ebenfalls nach THÉBAULT »Syirngeus inferior« nennt, einer ganzen Anzahl fehlt. Die doppelte Versorgung der Syrinx durch beide Hypoglossusäste wiesen auf: *Turdus merula*, *P. pilaris*, *Muscicapa grisola*, *Lanius excubitor*, *Pica caudata*, *Corvus monedula* und *C. cornix*. Das am Vereinigungspunkte dieser Nerven liegende »Ganglion syringien« THÉBAULTS stellt SETTERWALL in Abrede, da er sowohl auf makro- wie auf mikroskopischem Wege vergeblich danach gesucht hat. In Übereinstimmung mit HAECKER bemerkte er in einigen Fällen, daß die Hypoglossusäste etwas oberhalb der Syrinx einen längeren oder kürzeren gemeinsamen Stamm bilden, an dessen Stelle aber in zahlreichen andern Fällen eine komplizierte Anastomosenbildung treten kann. Solchen Abweichungen legt er kein besonderes Gewicht bei, da überhaupt individuelle Unterschiede der Syrinxnerven, sowohl in bezug auf ihre Größe, als auch auf ihre Lagebeziehungen von ihm häufig beobachtet worden sind.

Stets jedoch sah er, auch wenn der an der Trachea herabsteigende Nerv vorhanden war, ein Stück oberhalb der Syrinx zwei Hauptäste, einen ventralen und dorsalen, der den M. sternotrachealis versorgt. Über den Anteil des R. recurrens N. vagi an der Innervation der Syrinx äußert sich SETTERWALL recht vorsichtig. Für die Corviden und *Pica caudata* glaubt er jedoch mit Sicherheit behaupten zu können, daß sie dieses Nerven ermangeln. Er bestreitet aber THÉBAULTS Ansicht, daß der R. recurrens N. vagi einen Ersatz für den fehlenden »syringeus inferior« darstellt, da er bei *Turdus merula*, *T. pilaris* und *Lanius excubitor* einen mit der Arteria syringea in die Syrinx eintretenden Recurrensast, zugleich mit den beiden syringeus superior und inferior gefunden hat.

B. Zweck und Ziel der Arbeit.

Die vorstehenden Ausführungen haben gezeigt, daß unverkennbare Unterschiede und auch verschiedene Unklarheiten in der Darstellung der Innervation der Syrinx bestehen. Gebraucht doch z. B. THÉBAULT die Bezeichnung »syringien inférieur« für zwei ganz verschiedene Nerven. Besonders in bezug auf die Beteiligung des Vagus

Zusammenstellung der für die Innervierung in Betracht kommenden Nerven und ihrer verschiedenen Bezeichnungen nach der historischen Übersicht.

	Der am Vagus verlaufende Ast	Der an der Trachea herabsteigende Ast	Ast des N. vagus recurrens	Faseraustausch an der Überkreuzung von Vagus und Hypoglossus
Joh. Müller	Vagusast[1]	Vagusast[1]	(—)	(—)
Stannius	(—)	R. descendens N. hypoglossi	R. recurrens N. vagi	(+)
Bonsdorff	(—)	R. laryngeus sup. N. vagi	R. recurrens N. vagi	(+)
Owen	(—)	Hypoglossusast[2]	R. recurrens N. vagi[2]	(+)
Gadow	R. cervicalis descendens	R. laryngeus N. hypoglossi	(—)	(+) Zuschuß cervicaler Elemente
Fürbringer	R. cervicalis descendens	R. descendens N. hypoglossi	(—)	(+) Zuschuß cervicaler Elemente
Couvreur	(—)	Hypoglossusast[2]	R. recurrens N. vagi[2]	(—)
Thébault	Syringien inférieur	Syringien supérieur	R. recurrens N. vagi u. Syringien inf. (nicht allgemein vorhanden)	(—)
Haecker	R. cervicalis descendens inferior N. hypoglossi	R. cervicalis descendens superior N. hypoglossi	R. recurrens N. vagi (nicht allgemein vorhanden)	(+) Zuschuß cervicaler Elemente
Setterwall	Syringeus inferior	Syringeus superior	R. recurrens N. vagi (nicht allgemein vorhanden)	(—)

(+) bedeutet vorhanden.
(—) bedeutet fehlt.

[1] Joh. Müller erwähnt als Syrinxnerven einen starken Vagusast. Es ist fraglich, welchen Syrinxnerven er so bezeichnet.

[2] Die Arbeiten von Owen und Couvreur waren mir nicht zugänglich. Ich zitiere nach Setterwall.

sind die Meinungen recht geteilt. Die meisten Autoren nehmen einen Zuschuß von Vagusfasern zum Hypoglossus an der Überkreuzungsstelle als feststehend an, während SETTERWALL einen solchen in Abrede stellt. Was ferner den R. recurrens N. vagi anbelangt, so wird er von den meisten älteren Forschern als Syrinxnerv erwähnt, während THÉBAULT und SETTERWALL sich in diesem Punkte direkt widersprechen und daher die Frage nicht zur endgültigen Lösung bringen konnten. HAECKER wiederum beschreibt zu wenige Formen, als daß seine Ergebnisse allgemeine Schlüsse erlaubten. Drittens ist die Darstellung der sich direkt oder indirekt an der Bildung des Plexus cervicalis beteiligenden Nerven, die sich in BRONNS »Klassen und Ordnungen des Tierreiches« findet, in bezug auf die Abbildungen recht schematisch. Es erschien daher nicht nutzlos, die bisherigen Angaben nachzuprüfen und dann einmal eine größere Anzahl von Vogelarten mit recht verschieden gebauter Syrinx auf die genauere Nervenversorgung zu untersuchen, vielleicht auch die Anteile der einzelnen Elemente an der Innervierung der einzelnen Singmuskeln festzustellen. Daneben lag es nahe, bei der Präparation auf die Ganglienbildungen am Schädel zu achten.

Abgesehen von diesen Einzelheiten erhob sich aber die Frage, inwieweit eine Konstanz in der ganzen Klasse nachzuweisen ist, ob etwa bei andern Vogelgruppen andre Verhältnisse vorliegen, welche Licht auf die phylogenetische Entstehung oder physiologische Bedeutung der komplizierten Innervationsverhältnisse werfen und ob sich endlich etwaige Verschiedenheiten für die Behandlung systematischer Fragen nutzbar machen lassen.

C. Material und Methode.

a. Material.

Bei der Auswahl des Materials kamen die eben erwähnten Gesichtspunkte in Betracht. Zum Teil wurden solche Vögel ausgewählt, die schon mehrfach untersucht worden sind und bezüglich welcher widersprechende Angaben vorliegen, z. B. mehrere Arten Corviden, Turdiden und Fringilliden. Sodann wurden aber mit Rücksicht auf die erwähnten phylogenetischen und systematischen Gesichtspunkte Vertreter von möglichst verschiedenen, nach Ansicht der Systematiker »tieferstehenden« Vogelordnungen untersucht, z. B. *Laro-Limicolae*, Rallen, Sturmvögel und Taucher. Im ganzen wurden folgende (hier

nach dem Gadowschen System angeordnete) Vögel untersucht. *Colymbus arcticus* — *Podiceps cristatus, P. minor* — *Fulmarus glacialis* — *Cerchneis tinnunculus* — *Fulica atra* — *Rissa tridactyla* — *Larus marinus* — *Alca torda* — *Columba Livia* — *Gallus Bankiwa* — *Parus coeruleus, P. major* — *Fringilla coelebs* — *Passer montanus, P. domesticus* — *Sturnus vulgaris* — *Turdus merula, T. musicus* — *Corvus (Lygaeus) monedula, C. frugilegus, C. cornix, C. corone.*

Zunächst wurden die am meisten bekannten Corviden untersucht. Hierauf habe ich, um einen möglichst großen Gegensatz zu erzielen, gleich mit der am tiefsten stehenden Gruppe der Taucher begonnen, von welcher mir mehrere Arten in einer größeren Anzahl von Exemplaren vorlagen. Die übrigen Arten schließen sich dann in der durch das Gadowsche System gegebenen Reihenfolge an.

b. Untersuchungsmethode.

Für die Untersuchungen wurden in der Hauptsache frisch geschossene, erwachsene Vögel verwandt, daneben auch einige Nestlinge, die infolge der Weichheit ihrer Muskulatur und der geringen Festigkeit des Bindegewebes für die Präparation recht geeignet sind. Die Präparation wurde fast durchweg an mehreren Exemplaren, mindestens jedoch an zweien, und zwar stets rechts und links durchgeführt.

Beim Abbalgen muß man recht vorsichtig zu Werke gehen. Während nämlich auf der rechten Seite der Vagus dem samt der Trachea nach rechts verlagerten Oesophagus anliegt, findet er sich auf der linken Seite häufig isoliert auf der Halsmuskulatur. Der feine R. cervicalis descendens inferior, welcher bei vielen Arten dicht neben dem Vagus verläuft, wird daher auf der linken Seite leicht abgerissen, zumal er wegen der eben erwähnten Rechtsverschiebung der Trachea links einen verhältnismäßig langen Weg bis zur Syrinx zurücklegen muß, was für seine Auffindung andrerseits wieder von Vorteil ist.

Es gilt jetzt Kopf und Hals mit der Syrinx vom Rumpfe zu trennen. Zu diesem Zwecke wurde die Leibeshöhle durch Schnitte geöffnet, die auf beiden Seiten des Halses längs der Clavicula bis in die Gegend der Wirbelsäule geführt wurden. Die Syrinx liegt jetzt frei da und kann nun am besten mit einer gebogenen Schere an der Einmündung der Bronchien in die Lungen von den letzteren und überhaupt von den übrigen Organen der Leibeshöhle getrennt werden. Schließlich wurde die Wirbelsäule vom Rücken her zwischen den ersten Brustwirbeln durchschnitten. Bei dieser sehr schnell auszuführenden Präparation läßt sich sehr leicht jede Zerrung vermeiden, die sonst häufig das Abreißen des zum Syrinx ziehenden Recurrensastes zur Folge hat. Auch das bei frischen Tieren beim Durchschneiden der großen Adern reichlich fließende Blut stört nicht, wenn man den Kadaver in senkrechter Lage hält, da es sich dann in dem untern Teile der Leibeshöhle ansammelt. Das so gewonnene Stück wurde, nachdem zwecks besseren Eindringens der Fixierungsflüssigkeit ein Fenster in den Schädel geschnitten war, in 1—2%ige Formalinlösung gelegt. Höherprozentige Lösungen

härten die Stücke so stark, daß die Präparation erhebliche Schwierigkeiten macht. In dieser Konzentration dagegen leistet Formol ungefähr dasselbe wie 70%iger Alkohol, der nur bei sehr langer Konservierung durch Lockerung der Muskeln und des Bindegewebes Vorteile bietet. In den meisten Fällen war eine Entkalkung der Stücke nötig, um an die Ganglien heranzukommen, die ganz in der Nähe des Schädels und sogar teilweise im Knochen selbst geschützt liegen. Zu diesem Zwecke darf man bei den Präparaten, die nicht mikroskopisch weiter untersucht werden sollen, Salpetersäure in einer Stärke bis 10% anwenden, ohne einen Nachteil befürchten zu müssen. Die Entkalkung ist dann auch bei größeren Vögeln, wie *Larus marinus*, in 1—1½ Stunden vollendet. Wenn man die Entkalkung vor dem Einlegen in Formol ausführt, so hat man noch den Vorteil, daß Muskeln und Bindegewebe erweicht werden. Diese Erweichung geht allerdings bei längerem Liegen in Formol (etwa 1—2 Wochen) wieder zurück.

Bei der Freilegung der Nerven spielen verschiedene kleine Kunstgriffe eine große Rolle, indem sie die Arbeit wesentlich erleichtern. Das zu untersuchende Stück wird am besten in seitlicher Lage mit dem Kopfe nach dem Arbeitenden zu — man vermeidet so, daß der Schatten des Kopfes auf die Arbeit fällt — mittels Nadeln im Präparierbecken befestigt, und dann das Becken mit Wasser gefüllt.

Man beginnt die Präparation damit, daß man soviel vom Zungenbein lostrennt, wie möglich ist, ohne einen Nerven zu verletzen. Dann entfernt man an dieser Stelle zuerst mit gröberen, dann mit feineren Pinzetten Bindegewebe und Muskeln, bis man den Vagus erreicht, der leicht an seiner Stärke und an dem Umstand, daß er die Jugularvene begleitet, erkannt wird. Den Vagus verfolgend, findet man dann die andren Nerven.

Bei dieser Zupfmethode läuft man bei einiger Vorsicht nicht so leicht Gefahr, einen Nervenast abzureißen, während ein Messer oder eine Schere gern einmal zu tief einschneidet. Zur weiteren Herausschälung der feineren Äste und ihrer Lostrennung von den häufig in denselbsen Bahnen verlaufenden Gefäßen lassen sich mit Vorteil scharf geschliffene Präpariernadeln verwenden. Ist man einmal im Zweifel, ob man ein Gefäß oder einen zarten Nervenfaden vor sich hat, so braucht man nur ein Endchen im Wasser schwimmen zu lassen, um die Frage auch ohne Mikroskop entscheiden zu können. Kräuselt es sich dann, so war es ein Nerv. Ein feines Äderchen bleibt dagegen glatt. Mit Sicherheit kann die Präparation nur unter einer guten Lupe, oder besser einem Binocular, ausgeführt werden, das für die Erkennung feinerer Einzelheiten und für kleine Vögel allein in Frage kommt.

Zu den vorliegenden Untersuchungen wurde ein solches von Zeiß geliefertes Instrument benutzt, dem ein Hartgummifuß beigegeben war, so daß man es direkt in das Präparierbecken stellen konnte. Stärkere Vergrößerungen wurden angewandt, um die Frage nach dem Anteil der einzelnen Nerven an der Versorgung der einzelnen Muskeln der Syrinx zu lösen.

Zu diesem Zwecke mußte der Faserverlauf an den Verwachsungsstellen bestimmt werden. Als Untersuchungsobjekt für diesen speziellen Zweck wurde die Krähe gewählt, weil sie in größerer Anzahl leicht zu beschaffen war und auch sonst durch ihre Größe Vorteile bietet. Zunächst wurde die Überkreuzungsstelle von Vagus und Hypoglossus in Angriff genommen und unter dem

Binocular herauspräpariert, um dann auf Schnitten weiter untersucht zu werden. Da es sich hier nur um Feststellung des Faserverlaufs handelte, wurde von den komplizierten, speziellen Nervendarstellungsmethoden Abstand genommen und zunächst versucht, die Objekte nach der Xylol-Paraffinmethode zu behandeln. Da aber die außerordentlich feste Nervenscheide das Eindringen des Xylol verhinderte, wurde die bessere Ergebnisse liefernde Chloroform-Paraffinmethode angewandt. Doch entsprachen die fertigen Querschnitte den Erwartungen keineswegs, da der wellige Verlauf der Faserbündel, der sich schon beim Betrachten der Nerven unter Wasser durch die Lichtbrechung bemerkbar macht, ganz unklare Bilder ergab. Dazu kam die Überkreuzung einzelner Faserbündel, so daß dieses Verfahren als aussichtslos aufgegeben wurde. Es wurde nun versucht, mit scharfen Nadeln die Nervenscheide aufzutrennen und die bloßgelegten Faserbündel zu lockern, um vielleicht so das Ziel zu erreichen. Dazu wurden Vagus, die Wurzeln des Hypoglossus und der Ast des ersten Cervicalnerven nahe an ihrem Ursprung abgeschnitten und auf der andern Seite verschieden lange Enden stehen gelassen, um die Orientierung nicht zu verlieren. Nach einer Schwärzung mit Osmium, was bei einer 5%igen Lösung in einer halben Stunde der Fall war, wurde das Präparat in Glyzerin aufgehellt und mit feinen Nadeln auf einem glatten, weißen Holzbrettchen aufgespannt. Dieses wurde mit etwas Wachs auf dem Boden einer kleinen Petrischale befestigt und nun das Objekt in Glyzerin weiter behandelt. Unter dem Binocular gelang es, mit scharfen Nadeln die Nervenscheide zu entfernen und die Faserbündel zu lockern, die dann mit feinen Nadeln festgesteckt wurden. Nachdem das Präparat ausgewaschen und entwässert war, wurde es in Xylol gehärtet und nach Ablösung von dem Brettchen in Canadabalsam eingeschlossen (vgl. Fig. Ib).

c. Abbildungen.

Eine vollkommen objektive, bildliche Darstellung der im folgenden geschilderten Untersuchungsergebnisse zu geben, ist wegen der dreidimensionalen Verhältnisse natürlich nicht gut möglich. Die beigegebenen Abbildungen sind vielmehr als Kombinationen einer größeren oder geringeren Zahl einzelner Skizzen aufzufassen. Denn es gelingt sehr selten, an einem Exemplar sämtliche in Betracht kommende Nerven aufzufinden. Außerdem verdecken häufig darüberliegende Nerven wichtige Einzelheiten. Die Bilder der Plexus cervicales (cf. Fig. Ia, II A, B, IIIa, IVa, Va) wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates angefertigt, um die relativen Größenverhältnisse möglichst genau zum Ausdruck zu bringen. Das Zupfpräparat der Überkreuzungsstelle (Fig. Ib) wurde photographisch reproduziert. Die rechte Seite ist allgemein bevorzugt worden, weil hier die Verhältnisse ohne Verschiebung ihrer natürlichen Lagerung dargestellt werden können, sodann auch um die Vergleichung zu erleichtern.

D. Spezieller Teil.

I. Darstellung des Verlaufs der Syrinxnerven bei den einzelnen untersuchten Arten.

1. Passeres.

a. Zusammenfassende Schilderung der Untersuchungsergebnisse bei den Corviden (Corvus corone, C. cornix, C. frugilegus, C. monedula).

Von verschiedenen Krähenarten habe ich insgesamt nicht weniger als 20 Stück präpariert. Diese große Zahl war nötig, da die Corviden gewissermaßen das klassische Objekt für derartige Untersuchungen bilden und die fraglichen Verhältnisse bei diesen Arten einmal ganz sichergestellt werden sollten. Ferner boten sie durch ihre Größe und auch dadurch, daß sie leicht in größerer Anzahl zu beschaffen waren, manche Vorteile. Schließlich zeigen sie bezüglich der Innervation keine größeren specifischen und individuellen Unterschiede, als sich auch sonst bei Individuen derselben Art zwischen rechts und links finden.

α. Die aus dem Plexus cervicalis hervorgehenden Nerven.

Diese Gründe werden es rechtfertigen, wenn hier zuerst eine eingehende Schilderung der Beobachtungen und Untersuchungsergebnisse bei einigen Vertretern der Gattung *Corvus* und zwar speziell bei *C. cornix* folgen wird, an die sich dann die Besprechung der analogen Verhältnisse bei einer Reihe andrer Arten anschließen soll. Bei sämtlichen von mir untersuchten Krähenarten fand ich die Auffassung fast sämtlicher Forscher bestätigt, daß dem Hypoglossus der Hauptanteil an der Innervierung des unteren Kehlkopfes zukommt. Er hat, wie Fig. Ia zeigt, stets zwei Wurzeln (*h'*, *h''*) von verschiedener Dicke, die etwa 1—2 mm voneinander entfernt den Schädel verlassen. Die zweite, mehr dorsal entspringende Wurzel (*h''*) ist ungefähr zwei bis dreimal so stark als die erste und gibt gewöhnlich sofort zwei Äste ab, die zur Muskulatur des Halses treten. An einem von diesen, und zwar in der Regel an dem ventralen, ließ sich in den meisten Fällen auch eine deutliche Verbindung mit dem Halssympathicus (*s*) nachweisen. Ich fand hier also fast dieselben Verhältnisse, die HAECKER in seinem Aufsatze »Über den unteren Kehlkopf der Singvögel«[1] von *Pica caudata* abbildet. Die beiden Hypoglossuswurzeln bilden bald nach ihrem Austritt aus dem Schädel einen gemeinsamen Stamm,

[1] Anat. Anz. Bd. XVI, 1898.

der gewöhnlich sofort einen aus der Halswirbelsäule hervortretenden Ast des ersten Cervicalnerven (*c*) aufnimmt, welcher stets die zweite Hypoglossuswurzel etwas an Stärke übertrifft. Der beschriebene Verlauf der Nerven ist typisch für die Bildung des Plexus cervicalis der Corviden und der meisten andren von mir untersuchten Vögel.

Es fragt sich nun, wie dieser durch Vereinigung der beiden Hypoglossuswurzeln und einer Cervicaliswurzel entstandene und außerdem vielfach durch Vagusfasern verstärkte Nerv (R. cervicalis bei HAECKER) zu bezeichnen ist. Da wir sahen (bei der Krähe und ebenso bei vielen andren Vögeln; vgl. *Podiceps cristatus* Fig. IVa), daß die Cervicaliswurzel an Stärke mindestens jede einzelne der beiden Hypoglossuswurzeln übertrifft, da ferner die Cervicalisfasern stets in größerer Anzahl (manchmal, z. B. bei *P. cristatus* und *C. arcticus* sämtlich) in den zum Larynx verlaufenden Hauptast übergehen (s. unten), so wird man angesichts des wechselnden Anteils der Hypoglossus- und Cervicaliselemente den aus dem Plexus cervicalis hervorgehenden Nerven am besten als N. hypoglosso-cervicalis bezeichnen.

Der zum Larynx verlaufende Hauptast, der zunächst die Bezeichnung N. hypoglosso-cervicalis beibehalten soll, gabelt sich hier in den zur Zunge ziehenden R. ascendens und in den zur Syrinx laufenden R. cervicalis descendens superior (wegen seiner oberflächlichen Lage).

Von dem Hauptstamm geht ein dem Vagus aufliegender Ast R. cervicalis descendens inferior nach abwärts.

Der N. hypoglosso-cervicalis kreuzt nun bei den Krähen den Vagus, sei es, indem er einfach über ihn hinwegzieht und sich erst nachher in die beiden Hauptäste spaltet (Fig. Ia), sei es, indem die Elemente des Hypoglossus und der Cervicaliswurzel während des Passierens eine größere Selbständigkeit beibehalten, worauf erstere vorzugsweise in den laryngo-trachealen, letztere in den dem Vagus aufliegenden Ast eingehen (Fig. I *a'*).

Man findet bei Individuen derselben Art, ja bei demselben Individuum auf der rechten und linken Seite bald den einen, bald den andern Modus, wobei allerdings der erste Modus häufiger ist. Es läßt sich nicht zeigen, daß etwa der erste Modus häufiger rechts, der andre links vorkommt.

Vereinzelt kommen Abweichungen vor, die keinem der beiden Modi zuzurechnen sind. So fand ich bei einem Exemplar von *C. frugilegus* auf der linken Seite (Fig. VI, 4b), daß die Hypoglossus- und Cervicalisbestandteile getrennt in den Vagus treten, so daß ihre Fasern

innerhalb des Vagus miteinander und mit Vagusfasern zum N. hypoglosso-cervicalis verschmelzen.

Bei allen von mir untersuchten Corviden konnte ich diesen Faseraustausch zwischen N. hypoglosso-cervicalis und Vagus an der Überkreuzungsstelle wahrnehmen, wie dies aus einem in Fig. Ib gegebenen,

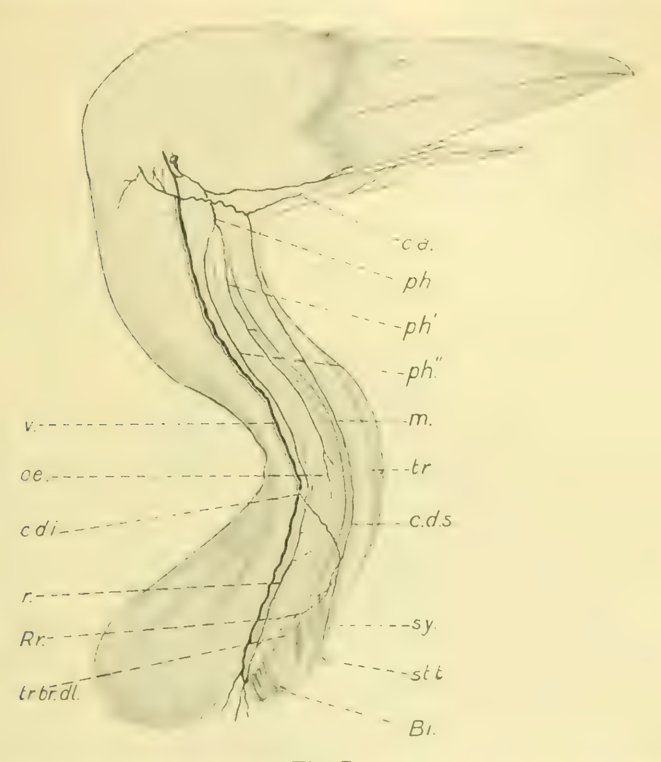


Fig. I.

Corvus cornix. c.a., R. cervicalis ascendens; *ph.*, R. pharyngeus N. glosso-pharyngei; *ph'*, ventraler Ast des N. glosso-pharyngeus; *ph''*, dorsaler Ast des N. glosso-pharyngeus; *m.*, M. syringo-trachealis; *tr.*, Trachea; *c.d.s.*, R. cervicalis descendens superior; *sy.*, Syrinx; *st.t.*, M. sterno-trachealis; *Bi.*, Bifurcation; *R.r.*, Ast des Recurrens; *r.*, Recurrens; *oe.*, Oesophagus; *v.*, Vagus; *tr.br.d.l.*, M. tracheo-bronchialis dorsalis longus; *tr.br.o.*, M. tracheo-bronchialis obliquus.

photographisch abgebildeten Zupfpräparat ersichtlich ist. Zur Orientierung sei zunächst auf die beiden Skizzen hingewiesen: Fig. a stellt nochmals die von außen gesehene Anordnung der Nerven (I. Modus) auf der rechten Seite dar; Fig. b dieselbe von der Innenseite. In Fig. b ist ferner der N. hypoglosso-cervicalis nach dem Passieren des Vagus nach der andern Seite herübergeschlagen, um die Verbindungsbrücke zwischen Vagus und Hypoglosso-cervicalis zu spannen und dadurch

deutlicher hervortreten zu lassen. In der in Fig. b dargestellten Weise ist nun das photographische Bild Fig. c zu verstehen. Man erkennt an demselben deutlich:

1. daß überhaupt eine Brücke vorhanden ist, daß also der N.

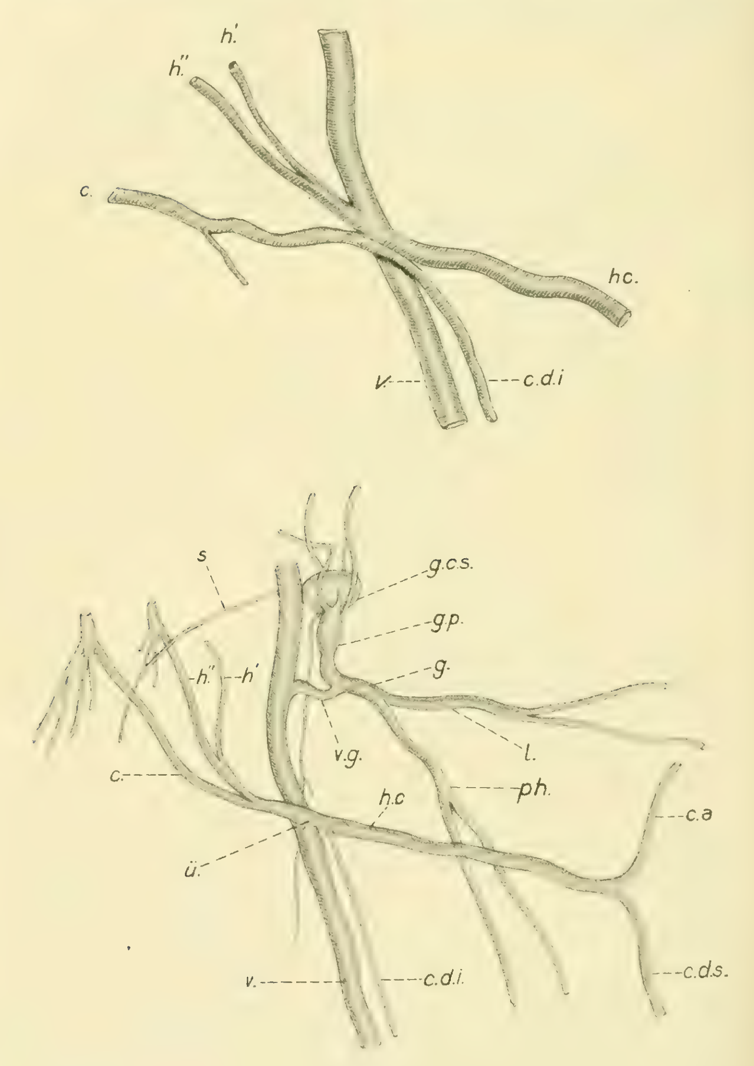


Fig. Ia.

Plexus cervicalis der Nebelkrähe (*Corvus cornix*). *a'*, Überkreuzungsstelle, zweiter Modus. *s*, Halssympathicus; *h'*, erste Hypoglossuswurzel; *h''*, zweite Hypoglossuswurzel; *c*, erster Cervicalnerv; *ü*, Überkreuzungsstelle; *v*, Vagus; *g.c.s.*, Ganglion cervicale superius; *g.p.*, Ganglion petrosum; *g*, Glosso-pharyngeus; *l*, R. lingualis N. glosso-pharyngei; *ph*, R. pharyngeus N. glosso-pharyngei; *h.c.*, N. hypoglosso-cervicalis; *c.a.*, R. cervicalis ascendens; *c.d.s.*, R. cervicalis descendens superior; *c.d.i.*, R. cervicalis descendens inferior; *v.g.*, Vaguszuschuß zum Glosso-pharyngeus.

hypoglosso-cervicalis und zwar sowohl sein Hauptstamm (*hc*), als auch der R. cervicalis descendens inferior (*c. d. i.*) einen Zuschuß von Vagusfasern erhalten,

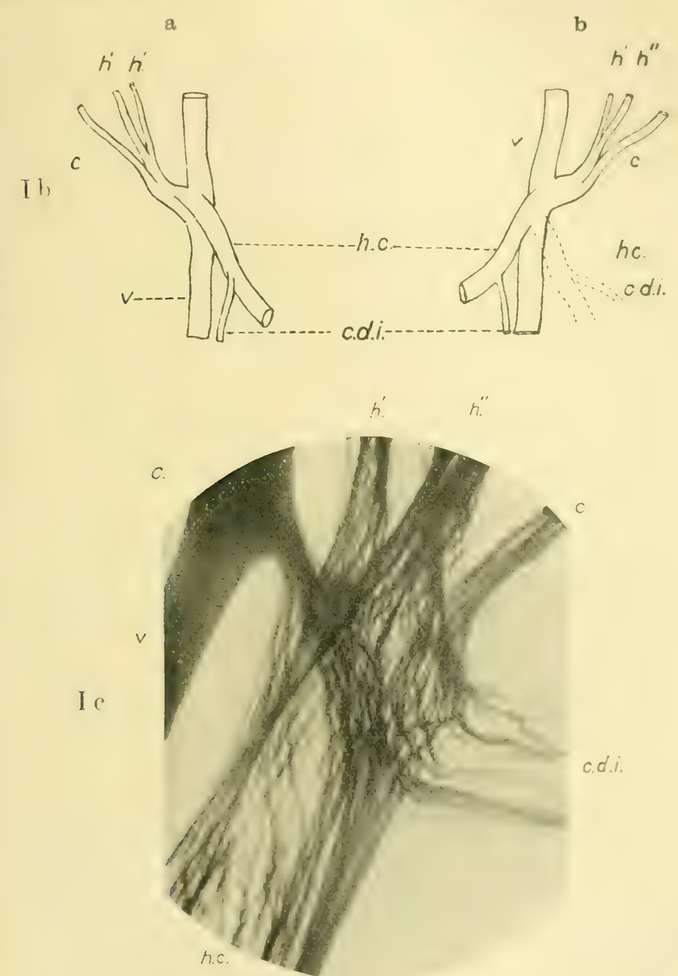


Fig. I b und c.

Zupfpräparat der Überkreuzungsstelle von N. hypoglosso-cervicalis und N. vagus (rechte Seite. Vergrößerung etwa 20fach.) *a*, ursprüngliche Lagerung; *b*, das Präparat von unten gesehen, gestrichelt der herübergeschlagene N. hypoglosso-cervicalis; *c*, dasselbe photographisch wiedergegeben; *h'*, erste Hypoglossuswurzel; *h''*, zweite Hypoglossuswurzel; *c*, erster Cervicalnerv; *v*, N. vagus; *hc*, N. hypoglosso-cervicalis; *c.d.i.*, R. cervicalis descendens inferior.

2. daß die Fasern beider Hypoglossuswurzeln in den zur Trachea ziehenden Hauptstamm des N. hypoglosso-cervicalis (Fig. Ib, *hc*), ferner, daß mindestens auch Fasern der zweiten Hypoglossuswurzel

(*h''*) in den parallel zum Vagus verlaufenden R. cervicalis descendens inferior (*c. d. i.*) eintreten (daß letzteres auch für die erste Hypoglossuswurzel (*h'*) gilt, ist im Zupfpräparat selber mit Hilfe schwacher Objektive mit Sicherheit festzustellen);

3. ist zu ersehen, daß auch von der Cervicaliswurzel (*c*) Fasern in beide Äste des N. hypoglosso-cervicalis eintreten.

Mit der Feststellung, daß ein Zuschuß von Vagusfasern stattfindet, befinde ich mich in Übereinstimmung mit den meisten Autoren, insbesondere auch mit HAECKER, während SETTERWALL behauptet, daß er nie eine deutliche Anastomose zwischen Vagus und Hypoglossus feststellen konnte. Der Vaguszuschuß erreicht nach meinen Untersuchungen oft den Betrag der ersten Hypoglossuswurzel (vgl. Fig. Ib), ist aber individuell verschieden.

Entweder kurz vor, oder meistens nach dem Überschreiten oder Durchwachsen des Vagus gibt nun der N. hypoglosso-cervicalis etwa ein Drittel bis ein Fünftel seiner Masse als einen Ast ab, der den größeren Teil der cervicalen Elemente, daneben aber auch in ungefähr gleicher Menge Fasern des Hypoglossus und Vagus mit sich führt. Dieser »R. cervicalis descendens inferior« (Fig. I, *c. d. i.*), wie er von HAECKER genannt wird, verläuft, gleichgültig, ob er vor oder nach der Überkreuzung sich abzweigte, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle dorsal vom Vagus, nur bei *C. cornix* fand ich ihn in zwei Fällen ventral, und zwar jedesmal nur auf einer Seite. Der R. cervicalis descendens inferior begleitet dann auf der rechten Seite die Jugularvene und den Vagus, durch Bindegewebe eng mit diesem verbunden, in der Falte zwischen Oesophagus und Halsmuskulatur. Einen Faseraustausch zwischen den beiden Nerven, wie ein solcher von GADOW als möglich angegeben wird, habe ich weder bei den Corviden noch bei andern Vögeln beobachten können, ebenso wie SETTERWALL, der auf diesen Punkt besonders geachtet hat. — HAECKER erwähnt in seinem Aufsatze »Über den unteren Kehlkopf der Singvögel«[1], daß er einmal bei *Pica caudata* den R. cervicalis descendens inferior 1 cm hinter der »Vagus-cervicalis-Kreuzung« mit dem Vagus vollständig verschmelzen sah. Dieser Fall scheint bei den Corviden außerordentlich selten zu sein. Ich konnte ihn nie beobachten.

Da Oesophagus und Trachea, welche die sehr starke S-förmige Krümmung des Halses nicht im vollen Umfange mitmachen, weit nach rechts verschoben sind, da anderseits der linke Vagus samt dem

[1] Anat. Anz. Bd. XVI, 1898.

linken R. cervicalis descendens inferior an dieser Verschiebung nicht beteiligt ist, so liegen die Verhältnisse auf beiden Seiten etwas verschieden. Auf der linken Seite verläuft nämlich der Vagus mit dem R. cervicalis descendens inferior ganz oberflächlich auf der Halsmuskulatur, verfolgt einen geraden Weg abwärts und kann häufig schon beim Abbalgen deutlich wahrgenommen werden.

In geringer Entfernung oberhalb der Syrinx verläßt beiderseits der R. cervicalis descendens inferior den Vagus und überquert in schräg ventralen, stark geschlängeltem Verlaufe den Oesophagus, wahrscheinlich, um die bei der Nahrungsaufnahme durch die Ausdehnung des Oesophagus nötige Streckung ertragen zu können. Nach Durchbohrung der Aponeurose, einer dicht vor dem Syrinx befindlichen, den Saccus bronchialis nach vorn abschließenden, derben Membran tritt der Nerv gewöhnlich etwas rostral von der Trommel zur Syrinxmuskulatur.

Nach Abgabe des eben beschriebenen R. cervicalis descendens inferior hat der Hauptast des N. hypoglosso-cervicalis, der — wie gesagt — ebenfalls dieselben Elemente mit sich führt, noch ungefähr die halbe Stärke des Vagus. Er geht, um bei den Bewegungen der Zunge keine Zerrung zu erfahren, in vielen unregelmäßigen Windungen zum oberen Kehlkopf. Hier teilt er sich in zwei Äste, die, wieder von individuellen Unterschieden abgesehen, im allgemeinen gleiche Stärke besitzen. Der rostral verlaufende »R. cervicalis ascendens« oder genauer R. lingualis N. hypoglosso-cervicalis (Fig. I, *c. a.*) vereinigt sich auf der Unterfläche der Zunge mit dem entsprechenden Nerven der andren Seite und geht weiter bis zur Zungenspitze. Die hier vorhandenen sensiblen Elemente stammen, wie schon Gadow vermutet, offenbar aus dem Zuzug vom ersten Cervicalnerven. Der caudal verlaufende R. cervicalis descendens superior (Fig. I, *c. d. s.*) steigt an der Trachea herab, indem er, da er streckenweise zylindrisch, streckenweise bandförmig ist, eine wechselnde Stärke vortäuscht. Genauer ist über seine Lage folgendes zu sagen: die Luftröhre zeigt gewöhnlich einen dreieckigen Querschnitt mit mehr oder weniger stark abgerundeten Ecken, wobei die Basis des Dreiecks nach der Unterseite zeigt. Auf diese Weise paßt sich die Luftröhre lückenlos in die keilförmige Falte zwischen Halsmuskulatur und Oesophagus ein. Die beiderseitigen R. cervicales descendentes superiores verlaufen nun in den schmalen Muskelstreifen (Fig. I, *m*), welche an den beiden ventrolateralen Kanten der Luftröhre sich hinziehen (nur in der Nähe des Larynx sind diese Muskeln in auffälliger Weise ganz nach einer Seite,

meistens nach links verschoben). Etwas caudalwärts vom Larynx fand ich in einem Falle zwischen den beiderseitigen Nervenästen eine ziemlich starke Brücke.

Meistens vereinigt sich dann jeder Ast mit dem entsprechenden R. cervicalis descendens inferior unmittelbar beim Eintritt in die Syrinxmuskulatur. An dieser Stelle zeigen bei den Corviden der R. cervicalis descendens superior und der R. cervicalis descendens inferior ungefähr dieselbe Stärke, während bei den meisten andern Vögeln der R. cervicalis descendens superior ganz beträchtlich dicker ist. Am Vereinigungspunkte der beiden Äste soll nach Thébault sich hier, wie auch bei andern Vögeln, ein »ganglion syringien« befinden, das ich aber mit Hilfe des Binoculars nicht entdecken konnte. Setterwall verneint das Vorhandensein einer solchen Bildung ebenfalls. Da er bei verschiedenen Passeres, sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch, auf Schnittserien vergeblich danach gesucht hat, ist wohl anzunehmen, daß ein solches Ganglion tatsächlich nicht vorhanden ist. Wie die Angabe Thébaults zu erklären ist, darüber vermag ich keinen Aufschluß zu geben.

Bezüglich der Lage des Vereinigungspunktes der beiden cervicalen Äste konnten im übrigen verschiedene Abweichungen, besonders auch zwischen rechts und links, beobachtet werden. Bei zwei Exemplaren von *C. frugilegus* sah ich den den Vagus begleitenden R. cervicalis descendens inferior einmal auf beiden Seiten, das andre Mal allein auf der rechten, die Syrinx erst etwa in der Mitte der Trommel erreichen und zwischen dem M. tracheo-bronchialis dorsalis obliquus (Fig. I, *tr. br. o.*) und M. tracheo-bronchialis dorsalis longus (*tr. br. d. l.*) in sie eindringen. Eine weitere Präparation ergab sodann, daß dieser Zweig durch eine komplizierte Anastomosenbildung mit dem R. cervicalis descendens superior eine Verbindung hatte, der an der gewöhnlichen Stelle in die Syrinx eingetreten war und einen dünnen Ast an den M. sterno-trachealis abgegeben hatte. In fünf Fällen fand ich dagegen bei *C. corone* den von Haecker beschriebenen und bezeichneten Modus der Verzweigung. Ein kurzer, und wie ich mit Hilfe der beschriebenen Auffaserung sehen konnte, aus beiden Ästen innig gemischter R. syringeus (N. hypoglosso-cervicalis) teilt sich in einen ventralen und meist etwas stärkeren dorsalen Hauptast, von dem ein Zweig in den M. sterno-trachealis eindringt. Die weitere Verzweigung ist durch mannigfache Anastomosen so unübersichtlich und unregelmäßig, daß es leider ganz unmöglich ist, über die Versorgung einzelner Syrinxmuskeln durch bestimmte Nerven-

elemente etwas Genaueres auszusagen. In den übrigen Fällen begann die Anastomosenbildung gleich am Vereinigungspunkte von R. cervicalis descendens inferior und R. cervicalis descendens superior, so daß es gar nicht erst zur Bildung eines R. syringeus kam. Auch in diesem Falle soll sich nach der Angabe von SETTERWALL etwas caudal ein ventraler und ein dorsaler Ast für die ventrale und dorsale Muskulatur finden lassen. Bei den von mir untersuchten Exemplaren konnte ich eine solche Unterscheidung nicht mit Sicherheit treffen. Die feineren Details erscheinen überhaupt mehr oder weniger belanglos, da ja die Versorgung der einzelnen Muskeln durch ein Nervengeflecht erfolgt, in dem sämtliche, auf verschiedenen Wegen der Syrinx zugeführten Nervenelemente sich im Austausch befinden.

β. Die Frage nach dem Anteil des Nervus vagus recurrens.

Was die Beteiligung des R. recurrens N. vagi an der Innervation des Syrinx speziell bei den Corviden anbelangt, so finden sich über diesen Punkt in der älteren und neueren Literatur widersprechende Angaben. BONSDORF sagt in seiner »descriptio anatomica nervorum cerebralium C. cornicis« über den R. recurrens N. vagi, den er Laryngeus inferior nennt, folgendes: »flectitur laryngem inferiorem versus, ubi in ramos dispertitur ad inferiorem partem tracheae pertinentes, ramunque mittit communicantem, qui cum ramo externo nervi laryngei superioris coalescit.«

Nach THÉBAULT dagegen besteht eine Wechselbeziehung zwischen dem R. recurrens N. vagi und dem den Vagus begleitenden Nervenast, indem ersterer einen Ersatz für letzteren darstellt. Da nun bei den Corviden der den Vagus begleitende Ast stets vorhanden ist, kommt THÉBAULT zu der Behauptung, daß sie des R. recurrens N. vagi ermangeln. HAECKER erwähnt in seiner Arbeit »Der Gesang der Vögel«, in der er auch ein Schema der Innervation der Syrinx bei *C. corone* gibt, von einer Beteiligung des Recurrens nichts. In einem früheren Aufsatze, »Über den unteren Kehlkopf der Singvögel«, teilt er von *Pica* mit, daß besonders auf der linken Seite eine solche Beteiligung ausgeschlossen sei, da der Recurrens sich einem Gefäßstrang anschließt, der an die kopfwärts gelegenen Abschnitte des Oesophagus tritt.

Bei den von mir untersuchten *Corvus*-Arten fand ich selbst folgende übereinstimmenden Verhältnisse. Der Vagus, welcher sich auf seinem Wege nach dem Herzen zu der Syrinx stark nähert, gibt etwas caudal von der Gabelung der Trachea (Fig. I, *Bi*) unter spitzem Winkel nach dem Körper zu einen kurzen starken Ast ab, der sich

gleich darauf in mehrere, gewöhnlich drei Zweige von verschiedener Stärke spaltet. Während zwei der Äste nach den Eingeweiden ziehen, biegt ein in seiner Masse etwa dem R. cervicalis descendens superior entsprechender Nerv kopfwärts um und zieht am Oesophagus hinauf, etwas ventral vom Vagus und mit diesem parallel. Auf seinem Wege gibt er fortgesetzt, beinahe unter rechten Winkeln, dünne Fädchen an die Muskulatur der Speiseröhre ab. Weiterhin verläuft er, immer feiner werdend, in derselben Bahn wie der dorsale Ast des Glossopharyngeus (Fig. I, *p. h''*) und durch Bindegewebe so eng mit diesem verbunden, daß es den Anschein erweckt, als verschmelze er mit ihm. Von diesem, als N. vagus recurrens anzusprechenden Nerven geht ungefähr in Höhe der Bifurcation, öfters auch an seiner Umbiegung ein Zweig ab, der bei *C. cornix* ziemlich genau die Stärke eines Kopfhaares hat und auf seinem Wege zur Syrinx dem aus Vena und Arteria syringea sich zusammensetzenden Gefäßstrang eine Strecke weit so dicht aufliegt, daß er äußerst schwer zu identifizieren ist. Unterhalb des Ansatzes des M. sterno-trachealis tritt der Recurrensast in die Muskulatur ein und gibt äußerst zarte Fädchen ab (Fig. I)[1], die mit den übrigen Syrinxnerven vielfach anastomosieren und zusammen mit diesen die einzelnen Singmuskeln versorgen. In einigen Fällen gelang es mir, den Hauptstamm des Recurrens ein kurzes Stück die Trachea hinauf zu verfolgen. wo er mit dem R. syringeus verschmilzt. Am leichtesten habe ich das Vorhandensein eines Recurrensastes immer auf der linken Seite nachweisen können, da hier infolge der oben erwähnten Rechtsverschiebung von Oesophagus und Trachea dieser Nerv etwas länger ist.

Die übrigen Corviden, die ich noch untersuchte, stimmen in bezug auf die Innervation der Syrinx mit der hier in erster Linie beschriebenen Krähenart (*C. cornix*) bis ins einzelne so genau überein, daß sich eine spezielle Darstellung erübrigt. Verhältnismäßig die meisten Abweichungen vom Typus zeigt *C. frugilegus*. Auf diese ist schon oben aufmerksam gemacht worden. Jedenfalls zeigt es sich, daß der Syrinx stets dieselben Elemente auf in der Hauptsache gleichen Bahnen zugeführt werden, so daß gewisse Abweichungen im einzelnen für das Endresultat belanglos erscheinen.

b. Turdus und Sturnus.

Die dreifache Versorgung des unteren Kehlkopfes durch R. cervicalis descendens inferior, R. cervicalis descendens superior und

[1] Vgl. auch die Fig. II*a*, welche die Syrinx von Fringilla coelebs darstellt.

R. recurrens N. vagi findet sich auch bei der Amsel (*Turdus merula*), der Singdrossel (*T. musicus*) und dem Star (*Sturnus vulgaris*)[1]. Die Nerven laufen hier in denselben Bahnen wie bei den *Corvus*-Arten und auch sonst ergibt sich ein ähnliches Bild, trotzdem der Muskelapparat der Syrinx bei den genannten Formen in mancher Hinsicht von dem der Corviden abweicht[2]. Unterschiede sind nur in bezug auf die Stärkeverhältnisse einzelner Nerven festzustellen. Der R. cervicalis descendens superior ist bei den Drosseln und bei *Sturnus* verhältnismäßig stärker als bei den Krähen, und dafür der R. cervicalis descendens inferior schwächer ausgebildet. Stärker als bei den Krähen und daher auch leichter aufzufinden, ist ebenfalls der Recurrensast, dessen Verhandensein u. a. besonders von THÉBAULT betont wird, der ja in ihm einen Ersatz für den nach seiner Ansicht bei den Drosseln fehlenden R. cervicalis descendens inferior erblickt. Daß letzterer aber doch bei *Turdus* vorhanden ist, konnte ich mit Sicherheit feststellen. Auch SETTERWALL hat mit Bestimmtheit wahrgenommen, daß bei *Turdus merula* und *T. pilaris* ein vom Recurrens zur Syrinx ziehender Nerv, zugleich mit den beiden R. cervicalis descendens inferior und R. cervicalis descendens superior sich findet. Er bemerkt dazu, daß der Recurrensast mit der A. syringea in das genannte Organ eintritt und sich dann sofort in eine große Anzahl feiner Äste teilt. Ob diese mit den übrigen Syrinxnerven anastomosieren, konnte er nicht feststellen. Diese Anastomose zwischen dem Recurrens und den Ästen des N. hypoglosso-cervicalis beobachtete ich in allen Fällen, während sonst meine Untersuchungsergebnisse mit SETTERWALLS Angaben übereinstimmen. Das »ganglion syringien« THÉBAULTS habe ich auch bei diesen Arten nicht finden können. Auch bei *Turdus* und *Sturnus* ließen sich wiederum ähnliche Verschiedenheiten wie bei den Krähen auf beiden Seiten beobachten. Besonders fiel mir auf, daß links der Recurrensast fast regelmäßig stärker ausgebildet ist als rechts.

c. Passer, Fringilla, Parus.

Von den kleinen Singvögeln behauptet THÉBAULT, daß ihnen allgemein der R. cervicalis descendens inferior fehlt, und konstruiert auf dieser Grundlage den schon erwähnten Gegensatz zwischen den Corviden und den eigentlichen Singvögeln. Bei ersteren soll ja der

---

[1] Meine Untersuchungen erstreckten sich auf fünf Amseln (drei ♂, zwei ♀), zwei Singdrosseln und drei Stare.

[2] SETTERWALL, s. Literaturnachweis.

R. cervicalis descendens inferior vorhanden sein und der Recurrens fehlen, während bei den kleinen Singvögeln das Umgekehrte der Fall sein soll.

Auch SETTERWALL fand, abgesehen von Krähen, Staren und Drosseln, diesen Nerven nur noch bei *Muscicapa grisola* und *Lanius excubitor.* Inwiefern tatsächlich Unterschiede zwischen diesen Arten bestehen, darüber versuchte ich mir durch Untersuchung einer größeren Anzahl von Fringilliden und Pariden Gewißheit zu verschaffen. Zu diesem Zwecke präparierte ich jedesmal mehrere Exemplare folgender, willkürlich herausgegriffener Passeres, nämlich Haussperling (*Passer domesticus*), Feldsperling (*P. montanus*), Buchfink (*Fringilla coelebs*), Kohlmeise (*Parus maior*) und Blaumeise (*P. coeruleus*). Auch bei diesen Arten fand ich nur geringe Unterschiede, so daß hier ebenfalls eine gemeinsame Besprechung geboten scheint. Auffallend ist bei sämtlichen die beträchtliche Stärke des R. cervicalis descendens superior, der, verhältnismäßig betrachtet, ein vielfaches desselben Nerven bei den Krähen erreicht. Bei den männlichen Vögeln ist dieser als breites Band an der Trachea hinunterziehende Ast kräftiger als bei den Weibchen, und beim Buchfinken z. B. wieder kräftiger als beim Sperling entwickelt. Es entspricht dieses Bild, wie sich ja auch von vornherein vermuten läßt, durchaus der verschiedenen Entwicklung der Syrinxmuskulatur.

Ich möchte an dieser Stelle einige Beobchtungen einschalten bezüglich der Größe dieser Muskulatur während der Gesangsperiode und andrerseits im Winter bei *Fringilla coelebs.* Diese Art eignet sich zu solchen Untersuchungen besonders gut, weil im Herbst bis zum Februar der Gesang völlig ausgesetzt wird. Die betreffenden Exemplare (5♂ Winter, 6 ♂ Sommer und verschiedene ♀) stammten alle aus derselben Gegend und waren auf gleiche Weise konserviert. Beim Vergleichen der Kehlköpfe ließ sich nun ein Größenunterschied in den beiden Perioden n i c h t erkennen. Mit der stärkeren Beanspruchung der Stimme im Frühjahr und Sommer geht also offenbar eine quantitative Ausbildung der Muskulatur nicht Hand in Hand, ebenso wie bei einem Läufer, wenn er nach der Winterruhe sein Training wieder aufnimmt, die Beinmuskeln durchaus nicht dicker, sondern nur fester und dadurch leistungsfähiger werden.

Die Bildung des Plexus cervicalis ist ganz den Befunden bei den bis jetzt untersuchten Arten entsprechend. Ich konnte trotz außer-

ordentlicher Feinheit der Nerven in mehreren Fällen deutlich zwei Hypoglossuswurzeln, zu denen ein Ast des ersten Cervicalnerven tritt, feststellen.

Über die Verbindung des Plexus cervicalis mit dem Halssympathicus habe ich infolge der außerordentlich subtilen Verhältnisse nur einige, wenig sichere Beobachtungen machen können. So konnte ich beim Buchfinken eine direkte Verbindung des Halssympathicus

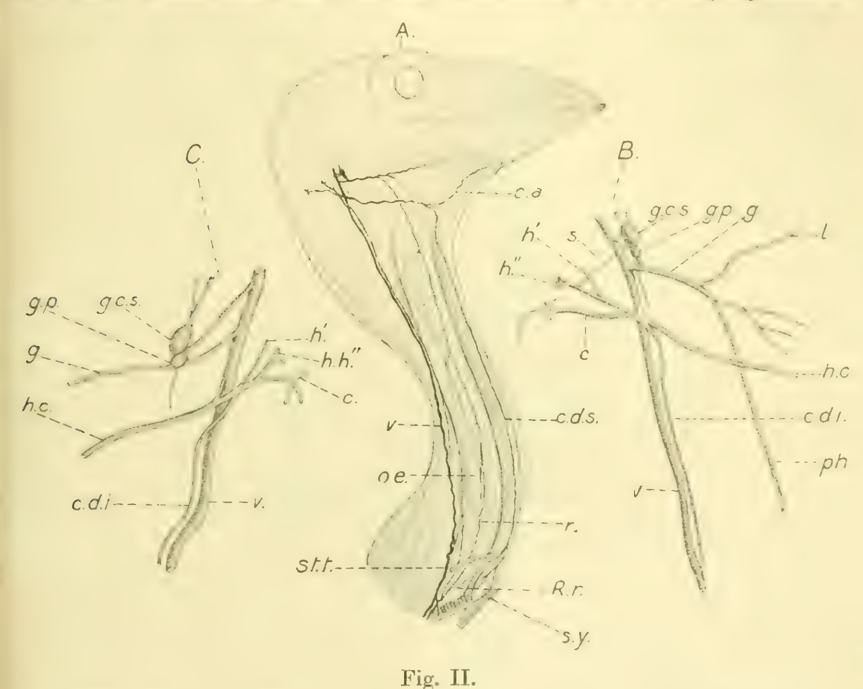


Fig. II.

A, *Fringilla coelebs*; *B*, rechter, *C*, linker Plexus cervicalis; *c.a.*, R. cervicalis ascendens; *c.d.s.*, R. cervicalis descendens superior; *r*, Recurrens; *R.r.*, Ast des Recurrens; *sy*, Syrinx; *st.t.*, M. sternotrachealis; *oe*, Oesophagus; *v*, Vagus; *s*, Halssympathicus; *h'*, erste Hypoglossuswurzel; *h''*, zweite Hypoglossuswurzel; *c*, erster Cervicalnerv; *g.c.s.*, Ganglion cervicale superius; *g.p.*, Ganglion petrosum; *g*, Glosso-pharyngeus; *l*, R. lingualis N. glosso-pharyngei; *h.c.*, N. hypoglosso-cervicalis; *c.d.i.*, R. cervicalis descendens inferior; *ph*, R. pharyngeus N. glosso-pharyngei.

mit der zweiten Hypoglossuswurzel feststellen (Fig. II, *B*, *s* und *h''*), in ähnlicher Weise wie bei *Corvus* und *Turdus*. Dagegen schien in einem Falle bei *Passer domesticus* eine Verbindung mit dem ersten Cervicalnerven vorzuliegen.

Auch bei diesen Formen beobachtete ich stets einen Faseraustausch zwischen N. hypoglosso-cervicalis und N. vagus an der Überkreuzungsstelle. Dieser Faseraustausch ist, wie bei der Besprechung der Corviden erwähnt, von den meisten älteren Autoren angenommen

worden, während SETTERWALL ihn ganz allgemein leugnet. Ebenso sah ich stets einen, dem R. cervicalis descendens inferior entsprechenden (Fig. II, *B*, *c. d. i.*), allerdings äußerst feinen Nerven, welcher dorsal oder ventral vom Vagus aus dem N. hypoglosso-cervicalis hervorkam, und etwa nur ein Drittel der Stärke des R. cervicalis descendens superior hat; dieser Ast liegt, ganz wie bei den Krähen oder Drosseln, dem Vagus dicht auf und ist durch Bindegewebe mit ihm verbunden.

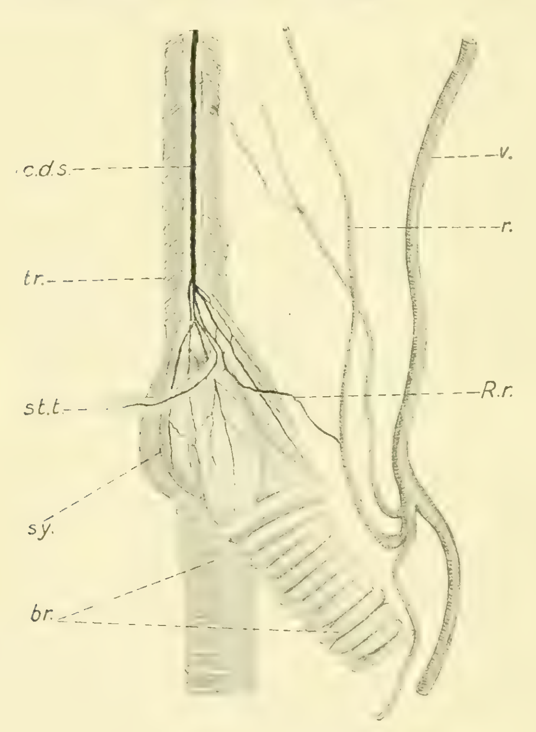


Fig. II a.

Nervenversorgung der Syrinx von *Fringilla coelebs*. *c.d.s.*, R. cervicalis descendens superior; *tr*, Trachea; *st.t.*, M. sterno-trachealis; *sy*, Syrinx; *br*, Bronchien; *v*, Vagus; *r*, Recurrens; *R.r.*, Ast des Recurrens.

Gewöhnlich verschmilzt er mit dem Vagus, nachdem er ihn ein längeres oder kürzeres Stück begleitet hat, ohne später nach der Syrinx abzugehen. Es ergibt sich hier dasselbe Bild, welches HAECKER einmal als Ausnahmefall bei *Pica caudata* beobachtet hat (vgl. oben S. 549). Bei *F. coelebs* sah ich in einem Falle den R. cervicalis descendens inferior etwa in der Mitte des Halses vom Vagus abgehen und in die Nackenmuskulatur eindringen.

In andern Fällen, nämlich bei je einem Exemplar von *Passer*

domesticus und *F. coelebs*, konnte ich aber den R. cervicalis descendens inferior auf demselben Wege wie bei *Corvus* oder *Turdus* bis in die Nähe der Syrinx vordringen sehen, ohne aber sein Eintreten in die Syrinxmuskulatur direkt beobachten zu können. Im übrigen finden sich hier wieder dieselben Verschiedenheiten der beiden Seiten wie bei den Corviden, so beobachtete ich z. B. bei demselben Exemplar, bei dem ich den R. cervicalis descendens inferior rechts in die Nackenmuskulatur eintreten sah, links den Fall, daß dieser Nerv bis in die unmittelbare Nähe der Syrinx vordrang.

Jedenfalls gewann ich die Überzeugung, daß auch bei diesen Formen eine Beteiligung des stets vorhandenen R. cervicalis descendens inferior an der Innervation der Syrinx vorkommen kann. Mit dieser Ansicht decken sich auch die Beobachtungen Setterwalls bei *Muscicapa grisola* und *Lanius excubitor*, der hier, wie schon erwähnt, eine Versorgung des unteren Kehlkopfes durch beide Äste des N. hypoglosso-cervicalis fand. Ein »ganglion syringien«, das Thébault bei *F. linaria* bestimmt gesehen haben will, konnte ich auch bei dieser Gruppe ebensowenig wie Setterwall entdecken. Der R. cervicalis descendens superior teilt sich vielmehr ohne eine solche Bildung, ein Stück rostral von der Syrinx, in zwei Hauptäste, welche jedoch häufig miteinander anastomosieren. Diese verzweigen sich dann in ganz unregelmäßiger Weise weiter. Nur der M. sternotrachealis wird hier ebenfalls, wie in den entsprechenden Fällen bei Krähen und Drosseln, ausschließlich von dem dorsalen Hauptaste innerviert.

In den meisten Fällen konnte ich auch einen sehr feinen Ast vom N. vagus recurrens zur Syrinx ziehen sehen, der den zugehörigen Gefäßstrang begleitet und sich innerhalb der Muskulatur verzweigt. In einem Falle konnte ich eine Anastomosierung mit den übrigen Syrinxnerven beobachten. Daß eine solche regelmäßig vorkommt, läßt sich aber bei der außerordentlichen Feinheit der Nerven nur als wahrscheinlich hinstellen, ebenso wie die Annahme, daß sich der Recurrens bei den kleinen Passeres überhaupt immer an der Innervation des Syrinx beteiligt. Diese Vermutung würde sich mit der Schilderung von Thébault decken, nach welcher der Recurrens stets vorhanden ist und nur wegen seiner außerordentlichen Feinheit nicht immer wahrgenommen werden kann. Wegen technischer Schwierigkeiten hat auch Setterwall diese Frage nur unvollständig lösen können. Er hat in vielen Fällen einen dünnen Ast vom Recurrens zur Syrinx ziehen sehen. Als bewiesen gibt er aber dessen Beteiligung

an der Innervation von sämtlichen Arten, die er überhaupt untersucht hat, nur für *Turdus merula*, *T. pilaris* und *Lanius excubitor* an.

Der auffallendste Unterschied der eben betrachteten Formen zu den früher besprochenen besteht also darin, daß der, wie ich im Gegensatz zu Thébault und Setterwall für die kleinen Passeres annehmen muß, wohl immer vorhandene R. cervicalis descendens inferior die Syrinx in den meisten Fällen nicht erreicht. Eine große physiologische Bedeutung hat natürlich dieser Umstand nicht. Denn es werden der Syrinx durch den, wie wir sahen, sehr starken R. cervicalis descendens superior allein qualitativ und quantitativ vermutlich dieselben Elemente zugeführt, wie sonst durch R. cervicalis descendens superior und R. cervicalis descendens inferior zusammengenommen.

Da sämtliche bisher beschriebenen Formen zur Familie der Passeres gehören, läßt sich die große Ähnlichkeit in der Nervenversorgung des Stimmapparates vielleicht durch diese Zusammengehörigkeit erklären. Es war daher naheliegend, einmal Angehörige andrer, und zwar im Gegensatz zu der für diese Untersuchungen allgemein bevorzugten Familie, recht tiefstehender und in bezug auf die Syrinxnerven überhaupt noch nicht untersuchter Arten heranzuziehen.

2. Colymbiformes (Podiceps minor, P. cristatus, Colymbus arcticus).

Da ich Gelegenheit hatte, mehrere Exemplare vom kleinen Flußtaucher (*Podiceps minor*) und Haubentaucher (*P. cristatus*) zu bekommen, wandte ich mich zunächst der, in bezug auf die Syrinxnerven überhaupt noch nicht untersuchten, Ordnung der Colymbiformes, und zwar der Familie der Podicipidae zu, welche durch ihre niedere Organisationsstufe und — was hier besonders interssiert — durch den Bau der Syrinx bedeutend von den Passeres abweicht. Daß es sich tatsächlich bei den Colymbiformes um eine tiefstehende Gruppe handelt, wird von allen Systematikern anerkannt. Unter anderm ist als relativ primitives Merkmal aufzufassen, daß — abgesehen von den, an den Kanten der Trachea herablaufenden, äußerst dünnen M. syringo-tracheales — nur ein paar M. sterno-tracheales zu versorgen sind. Trotz dieser einfachen Muskulatur fand ich nun bei *P. minor* (zwei Exemplare) ein ähnliches Schema der Nervenversorgung wie bei den bisher betrachteten Formen. Der N. hypoglosso-cervicalis wird bei dieser Art ebenfalls durch das Zusammentreten von zwei Hypoglossuswurzeln, von denen die etwa dreifach so starke zweite eine direkte Verbindung mit dem zum Sym-

pathicussystem gehörigen Ganglion cervicale supremum (Fig. IIIa, *g. c. s.*) aufweist, und einem Aste des ersten Cervicalnerven gebildet (*h'*, *h''*, *c*). Letzterer tritt hier allerdings erst mit den hypoglossalen Elementen in Verbindung, nachdem der Stamm des Hypoglossus an der Überkreuzungsstelle durch Zuzug vom Vagus verstärkt worden ist, und zwar ventral von diesem Nerven. Beinahe an derselben Stelle geht der R. cervicalis descendens inferior ab, so daß es fast den Anschein erweckt, als sei letzterer der erste Cervicalnerv, der nur durch Bindegewebe mit dem N. hypoglosso-cervicalis zusammenhängt. Diesen Fall, der bei *P. minor* bei beiden Exemplaren auf beiden Seiten gefunden wurde, hatten wir als Ausnahme auch schon bei den sämtlichen bisher besprochenen Arten kennen gelernt. Bei genauer Nachprüfung mittels der Zupfmethode stellte sich allerdings heraus, daß ein teilweiser Übergang von Fasern an der Überkreuzungsstelle stattfindet, und daß mindestens der R. cervicalis descendens inferior einige Fasern vom Hypoglossus und Vagus aufnimmt.

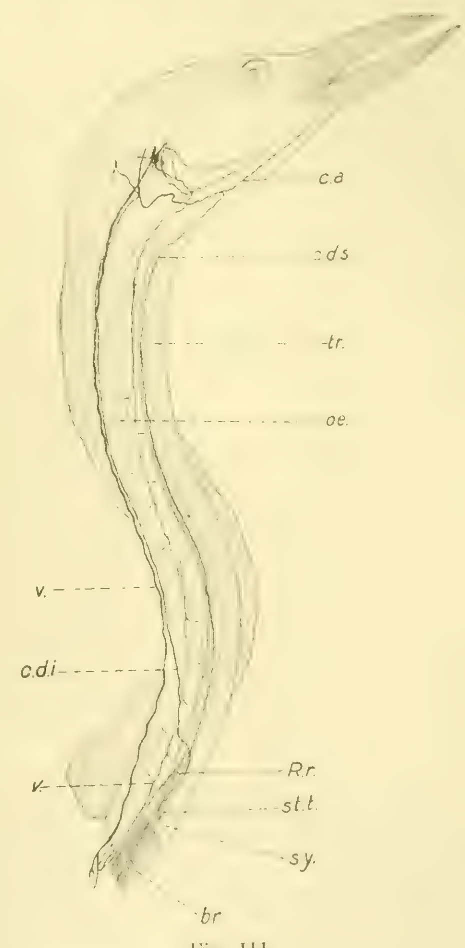


Fig. III.

Podiceps minor. *c.a.*, R. cervicalis ascendens; *c.d.s.*, R. cervicalis descendens superior; *tr*, Trachea; *oe*, Oesophagus; *R.r.*, Ast des Recurrens; *st.t.*, M. sterno-trachealis; *sy*, Syrinx; *br*, Bronchus; *r*, Recurrens; *c.d.i.*, R. cervicalis descendens inferior; *v*, Vagus.

Der R. cervicalis descendens inferior und der etwa ebenso starke R. cervicalis descendens superior vereinigen sich bei *P. minor* ein wenig rostral vom Ansatz des M. sterno-trachealis. Bei den zwei Exemplaren, die mir zur Verfügung standen, teilten sie sich sofort wieder in zwei Äste, von denen der eine sich in dem M. sterno-

trachealis weiter verzweigte, während der andre mit dem R. recurrens N. vagi anastomosierte (Fig. III, *R. r.*). Dieser tritt, wie bisher stets, etwas caudal vom Ansatz des M. sterno-trachealis zur Syrinx und breitet sich auf der Außenfläche dieses Organs aus. Bei einem Exemplar, das in bezug auf die Syrinxnerven rechts und links gleiche Verhältnisse zeigte, konnte ich einen etwas stärkeren Zweig des R. recurrens N. vagi bis zum Vereinigungspunkte der beiden Cervicaläste verfolgen, wo er mit diesen verschmolz. Es ist auffallend, daß

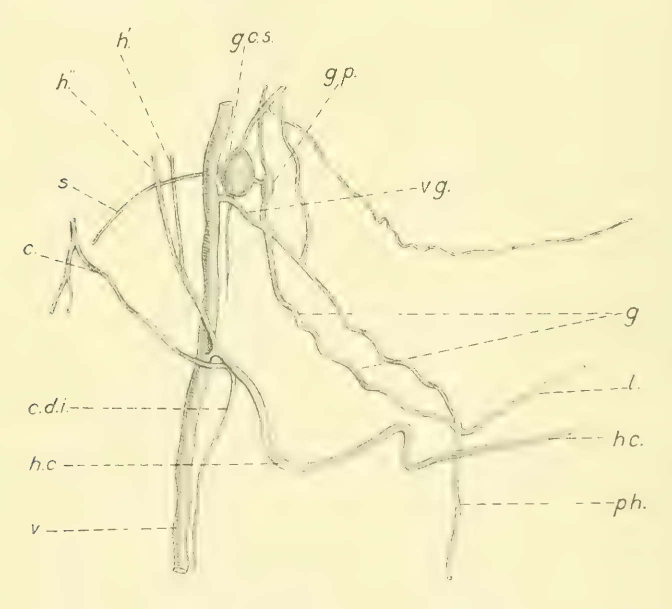


Fig. III a.

Plexus cervicalis des Flußtauchers (*Podiceps minor*). *h'*, erste Hypoglossuswurzel; *h''*, zweite Hypoglossuswurzel; *s*, Halssympathicus; *c*, erster Cervicalnerv; *c.d.i.*, R. cervicalis descendens inferior; *h.c.*, N. hypoglosso-cervicalis; *v*, Vagus; *g.c.s.*, Ganglion cervicale superius; *g.p.*, Ganglion petrosum; *vg*, Vaguszuschuß zum N. glosso-pharyngeus; *g*, Glosso-pharyngeus; *l*, R. lingualis N. glosso-pharyngei; *hc.*, N. hypoglosso-cervicalis; *p.h.*, R. pharyngeus N. glosso-pharyngei.

diese so niedrig stehende Art bis in kleine Einzelheiten hinein dasselbe Bild liefert, wie die am höchsten stehenden Formen. Als hauptsächliche Ausnahme kann nur hervorgehoben werden, daß die beiden Cervicaläste relativ schwächer, der Ast des Recurrens dagegen relativ stärker ausgebildet ist.

Um so sonderbarer mutet es an, daß eine nahe verwandte Art, *P. cristatus*, gänzlich andre Verhältnisse zeigt.

Ich dachte deshalb bei dem ersten Exemplar, einem Männchen, zuerst an individuelle Unterschiede, nach Art der früher erwähnten,

doch fand ich bei noch zwei Männchen und einem Weibchen übereinstimmend folgendes (Fig. IVa). Nur mit Mühe lassen sich zwei Hypoglossuswurzeln unterscheiden, da sie fast unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem Schädel einen gemeinsamen Stamm bilden. In einem Falle sah ich die stärkere zweite Wurzel durch einen Zweig mit dem Halssympathicus (Fig. IVa, *s*) anastomosieren, in den beiden andern Fällen dagegen eine direkte Verbindung mit dem Stamme des Hypoglossus. Kurz, bevor der Hypoglossus den Vagus kreuzt, bildet er mit dem Aste des ersten Cervicalnerven (*c*), der bei dieser Art sogar den vereinigten Hypoglossusstamm an Stärke übertrifft, den Hypoglosso-cervicalis (*hc*). Dieser überschreitet hier den Vagus, ohne von ihm Fasern aufzunehmen. Ebenso fehlt jede Spur eines R. cervicalis descendens inferior, wie ich bei allen drei Exemplaren mit Sicherheit feststellen konnte. Vielmehr geht die gesamte Masse des N. hypoglosso-cervicalis in zahlreichen Windungen zum oberen Kehlkopf und verzweigt sich hier in einen starken Ramus cervicalis ascendens (Fig. IV, *c. a*), der zur Zunge geht, und in zwei, kurz hintereinander, zur Trachea abgehende Äste von der halben Stärke (Fig. IV, *a'*, *a''*), die eine kurze Strecke nebeneinander herlaufen und dann zu einem R. cervicalis descendens superior zusammentreten, nachdem der ventrale Ast einen sehr dünnen Teilast an die Unterfläche der Zunge abgegeben hat. Der R. cervicalis descendens superior verläuft nun in der bekannten Weise an der Kante der auch hier dreiseitigen Trachea innerhalb des sehr schmalen, an der ganzen Länge der Trachea verlaufenden, M. syringo-trachealis hinab. Auf seinem Wege zur Syrinx erhält nun weiter der R. cervicalis descendens superior mehrere, metamer angeordnete Zweige von dem R. pharyngeus N. glosso-pharyngei (Fig. IV, *ph*), bzw. nach dessen Teilung in zwei, parallel am Oesophagus herablaufende Äste, von dem ventralen Aste, der seinerseits wieder mehrfach mit dem etwas stärkeren, dorsalen anastomosiert. Trotzdem bleibt der R. cervicalis descendens superior in seiner relativen Gesamtstärke beträchtlich hinter dem entsprechenden Nerven, z. B. bei den Krähen, zurück, obwohl diese den Zuwachs aus dem Glosso-pharyngeus nicht aufweisen. Ob diese Zuzüge der Syrinx wirklich ein neues, bisher noch nicht beobachtetes Element zuführen, darüber soll in der Schlußbetrachtung ein Urteil gefällt werden. Wie in allen bisherigen Fällen findet ein wenig rostral vom Ansatz des M. sterno-trachealis eine Teilung statt. Diesmal versorgt aber der ventrale Ast den M. sterno-trachealis. Der dorsale, der mit dem ventralen eine kurze Schlinge bildet, läßt sich

noch ein Stück auf der Außenfläche der Syrinx verfolgen. Er liegt hier immer noch innerhalb des langen M. syringo-trachealis, welcher caudal noch etwas über dem Ansatz des M. sterno-trachealis hinabreicht.

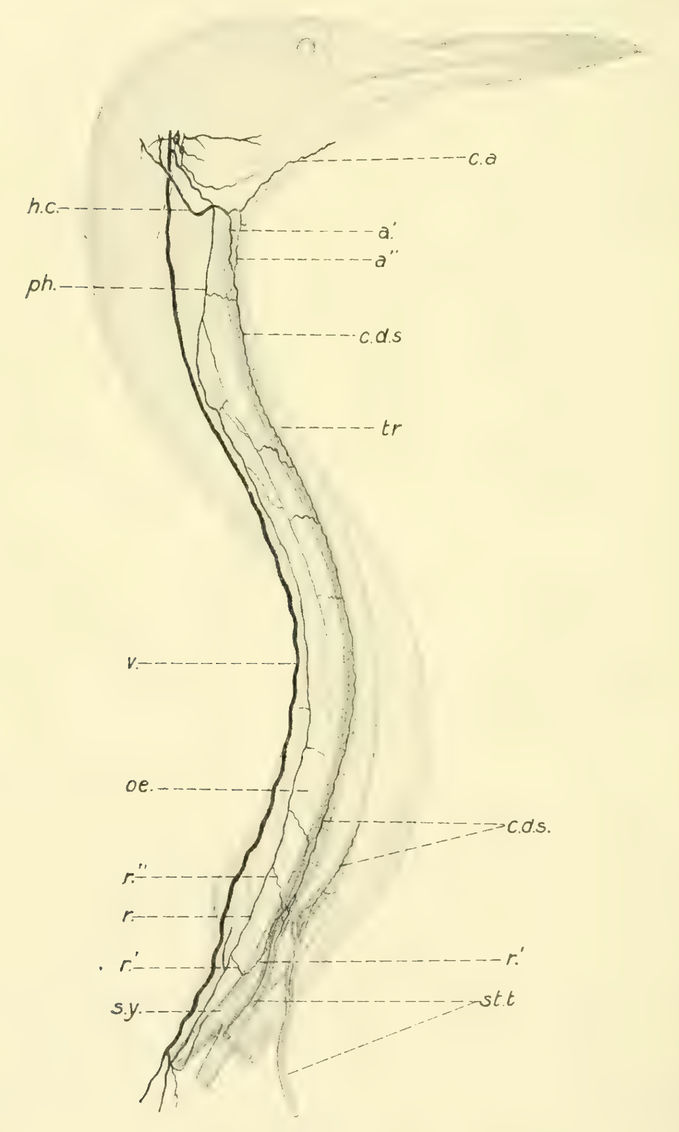


Fig. IV.

Podiceps cristatus. *c.a.*, R. cervicalis ascendens; *a'a''*, bilden den R. cervicalis descendens superior; *c.d.s.*, R. cervicalis descendens superior; *tr*, Trachea; *r'*, erster Ast des Recurrens; *r''*, zweiter Ast des Recurrens; *st.t.*, M. sterno-trachealis; *sy*, Syrinx; *r*, Recurrens; *oe*, Oesophagus; *v*, Vagus; *ph*, R. pharyngeus N. glosso-pharyngei.

Der N. vagus recurrens gibt bei *P. cristatus* mehrere Äste zur Syrinx ab. Bei einem Exemplar sah ich drei Äste, konnte aber vom dritten eine Beteiligung an der Innervierung nicht feststellen. Gewöhnlich fand ich zwei, von denen der eine (Fig. IV, *r'*) etwas rostral von der Tracheabifurkation unter rechtem Winkel vom Recurrens abging und dann, scharf umbiegend, zum Ansatz des M. sterno-trachealis zog, wo er mit den Zweigen des R. cervicalis descendens superior anastomosierte. Dieser Ast des Recurrens entspricht nach seinem

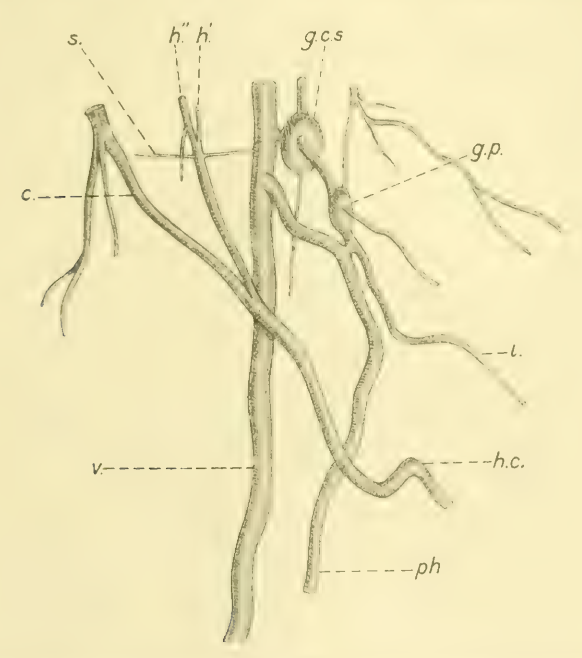


Fig. IV a.

Plexus cervicalis des Haubentauchers (*P. cristatus*). *h'*, erste Hypoglossuswurzel; *h''*, zweite Hypoglossuswurzel; *s*, Halssympathicus; *c*, erster Cervicalnerv; *v*, Vagus; *g.c.s.*, Ganglion cervicale superius; *g.p.*, Ganglion petrosum; *l*, R. lingualis N. glosso-pharyngei; *h.c.*, N. hypoglosso-cervicalis; *p.h.*, R. pharyngeus N. glosso-pharyngei.

Verlauf, besonders da er zugleich mit dem syringealen Gefäßstrang in die Syrinx eintritt, dem bisher bei allen Formen gefundenen. Ein zweiter Ast (*r''*) verläßt nun bei *P. cristatus* den Recurrensstamm rostral vom Ansatz des M. sterno-trachealis und zieht geschlängelt über den Oesophagus hinweg zu dem genannten Muskel hin. Hier nimmt er unter Verschmelzung mit dem dorsalen Aste des Cervicalnerven (s. oben) an der Innervation teil. Die beiden Äste des Recurrens sind gleich dick, mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbar

und erreichen zusammen etwa die Stärke des R. cervicalis descendens superior. Jedenfalls ist der Anteil des Recurrens an der Innervation ebenso wie bei *P. minor* bedeutend höher einzuschätzen als bei den Passeres, zumal die Äste des N. hypoglosso-cervicalis schwächer als sonst ausgebildet sind.

Ganz entsprechende Verhältnisse wie bei *P. cristatus* fand ich bei einem Exemplar des nordischen Seetauchers (*C. arcticus*), dessen Größe die Vergleichung sehr erleichterte.

Bei allen drei Taucherarten ließ sich ebenfalls wie bei den Passeres das Zusammenlaufen des Recurrens mit dem dorsalen Aste des Glosso-pharyngeus gut beobachten. Es ist auch versucht worden, dies in der Zeichnung zum Ausdruck zu bringen.

3. Procellariiformes (Fulmarus glacialis).

Zwei Eissturmvögel[1] (*Fulmarus glacialis*), die ich von der Königl. Biologischen Station auf Helgoland Anfang Januar 1914 bekam, boten in bezug auf die Innervation der Syrinx nichts Neues. Die in Betracht kommenden Nerven zeigen, was ihre Stärke und gegenseitige Lage anbelangt, im großen und ganzen dieselben Verhältnisse, wie wir sie eben bei *P. cristatus* kennen gelernt haben. Doch konnte ich bei beiden Exemplaren im Gegensatz zu *P. cristatus*, bei welchem jede Spur eines R. cervicalis descendens inferior fehlt, einen gewissermaßen rudimentären R. cervicalis descendens inferior beobachten, insofern dieser die Syrinx nicht erreicht, sondern schon vorher mit dem Vagus verschmilzt. Es ergibt sich hier also ein ähnlicher Fall, wie wir ihn bei *Fr. coelebs* (Fig. IIb, *c. d. i.*) kennen lernten. Ein weiterer Unterschied zu *P. cristatus* besteht darin, daß der Glosso-pharyngeus hier nicht mit dem R. cervicalis descendens superior anastomosiert.

4. Accipitriformes (Cerchneis tinnunculus).

Bei *Cerchneis tinnunculus* fand ich eine dreifache Versorgung der Syrinx durch R. cervicalis descendens superior, R. cervicalis descendens inferior und einen sehr feinen Ast des R. recurrens N. vagi. Der Plexus cervicalis (Fig. VI, 3) setzt sich wie meist aus zwei Hypoglossuswurzeln und einem, diesmal recht schwachen Ast des ersten Cervicalnerven zusammen. Der R. cervicalis descendens inferior zweigt schon vor der Überquerung des Vagus vom Hauptstamm des N. hypoglosso-cervicalis ab, und verläuft lateral oder eher dorsal vom

[1] Ein junges und ein älteres ♂.

N. vagus abwärts (Fig. VI, 3, *c. d. i.*). Der Hauptstamm des N. hypoglosso-cervicalis, welcher den Vagus ohne Faseraustausch überquert, gibt nacheinander nicht weniger als drei feine Äste zur Bildung des R. cervicalis descendens superior ab. Diese anastomosieren mehrfach untereinander, erhalten einen feinen Zweig vom R. pharyngeus N. glosso-pharyngei und bilden überhaupt nur eine kurze Strecke weit einen einheitlichen Nerven, der sich bald wieder in zwei dicht nebeneinander an der Seite der Trachea hinablaufende Äste teilt. In geringer Entfernung von der Syrinx vereinigen sich diese wieder und nehmen den fast rechtwinklig vom Vagus abgehenden R. cervicalis descendens inferior auf, der wegen der außerordentlichen Ausdehnungsfähigkeit des Oesophagus bei dessen Überquerung einen sehr stark gewundenen Verlauf zeigt. Im Ansatz des M. sterno-trachealis geht ein aus den drei Elementen gemischter, ventraler Zweig in diesen Muskel, während der ähnlich zusammengesetzte dorsale Ast sich im M. tracheo-bronchialis verzweigt. Dieser tritt mit dem, auf dem gewöhnlichen Wege, zugleich mit dem syringealen Gefäßstrange ankommenden R. recurrens in Verbindung. Die große Weite des Oesophagus bringt es mit sich, daß bei dieser Art ein Zusammenlaufen eines Astes des Glosso-pharyngeus mit dem Recurrens nicht zu beobachten war. Denn beide Nerven verästeln sich vielfach auf der Speiseröhre und verzehren sich, ehe sie einander nahe gekommen sind.

5. Galliformes (Gallus Bankiva).

Bei *Gallus Bankiva* überkreuzt der N. hypoglosso-cervicalis den Vagus, ohne einen Faseraustausch an der Überkreuzungsstelle einzugehen, auch gibt er keinen R. cervicalis descendens inferior ab (vgl. *Podiceps cristatus* und *Colymbus arcticus*) und geht auch keine Verbindung mit dem Glosso-pharyngeus ein.

Der Recurrens gibt hier, wie meistens, nur einen, zugleich mit Vena und Arteria syringea zur Syrinx tretenden, Zweig ab, breitet sich beim Haushuhn auf dem Kropfe aus und verzehrt sich, indem er die Muskulatur dieses Organs versorgt, während der Glosso-pharyngeus nur gerade bis zum Kropfe hinabreicht, ohne, soweit dies mit der Lupe zu erkennen ist, mit dem Recurrenszweige Anastomosen zu bilden.

6. Ralliformes (Fulica atra).

Das Bläßhuhn (*Fulica atra*), zu dessen Beschreibung ich jetzt übergehe, ist in mehrfacher Hinsicht insofern von besonderem Inter-

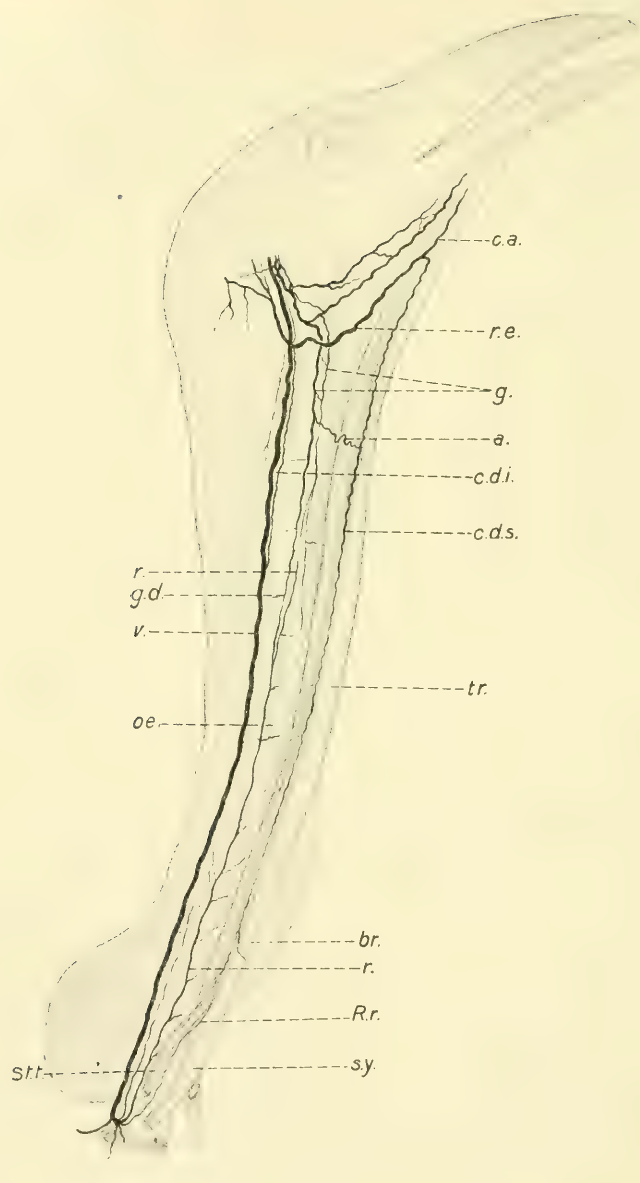


Fig. V.

Fulica atra. *c.a.*, R. cervicalis ascendens; *h.c.*, N. hypoglosso-cervicalis; *g*, N. glosso-pharyngeus; *a*, Brücke zwischen R. cervicalis descendens superior und dem ventralen Aste des N. glosso-pharyngeus; ***c.d.i.***, R. cervicalis descendens inferior; ***c.d.s.***, R. cervicalis descendens superior; ***tr.***, Trachea; *b.r.*, Brücke zwischen den beiderseitigen R. cervicales descendentes superiores; *r*, N. vagus recurrens; *R.r.*, Ast des Recurrens; *sy*, Syrinx; *St.t.*, M. sterno-trachealis; *oe*, Oesophagus; *v*, Vagus; ***g.d.***, dorsaler Ast des N. glosso-pharyngeus.

esse, als sich bezüglich der Innervation des unteren Kehlkopfes einerseits Anklänge an den Typus der Passeres finden, andrerseits aber gewisse Besonderheiten von *P. cristatus* damit kombiniert sind. An die Passeres erinnert die Bildung des Plexus cervicalis (Fig. V a). Zwei Hypoglossuswurzeln (*h'*, *h''*), von denen wiederum die zweite stärkere eine dünne Verbindung mit dem Halssympathicus (*s*) aufweist, treten mit einem Aste des ersten Cervicalnerven zum N. hypoglosso-cervicalis

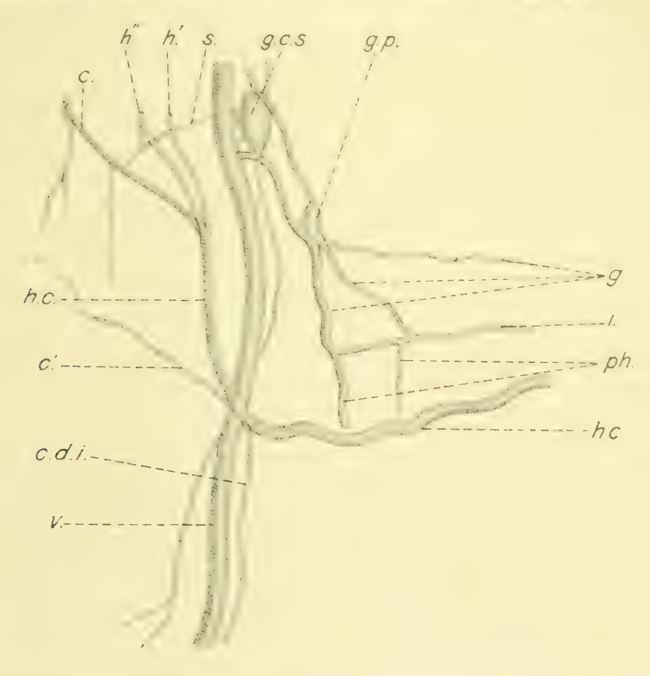


Fig. V a.

Plexus cervicales des Bläßhuhns (*Fulica atra*). *s*, Halssympathicus; *h'*, erste Hypoglossuswurzel; *h''*, zweite Hypoglossuswurzel; *c*, erster Cervicalnerv; *h.c.*, N. hypoglosso-cervicalis; *c'*, cervicaler Nerv; *c.d.i.*, R. cervicalis descendens inferior; *v*, Vagus; *g.c.s.*, Ganglion cervicale superius; *g.p.*, Ganglion petrosum; *g*, Glosso-pharyngeus; *l*, R. lingualis N. glosso-pharyngei; *p.h.*, treten zum R. pharyngeus N. glosso-pharyngei zusammen; *h.c.*, N. hypoglosso-cervicalis.

zusammen. Dieser nimmt da, wo er den Vagus kreuzt, Fasern von diesem auf und gibt gleichzeitig einen sehr feinen R. cervicalis descendens inferior ab, welcher dem Vagus dicht aufliegt und bald völlig mit ihm verschmilzt, ohne wieder aus diesem Nerven hervorzutreten, so wie wir es bei *Fringilla coelebs* und *Fulmarus glacialis* gesehen haben. Bei einem von fünf Exemplaren erhielt der N. hypoglosso-cervicalis der einen Seite an der Überkreuzungsstelle noch einen dünnen Zweig cervicaler Natur (*c'*), der etwa 5 mm caudal vom Ursprung

des ersten Cervicalnerven aus der Halswirbelsäule hervorkam. Der N. hypoglosso-cervicalis teilt sich in der Nähe des Larynx in der gewöhnlichen Weise in einen R. cervicalis ascendens (Fig. V, *c. a.*) und einen schwächeren R. cervicalis descendens superior. Die geringe Dicke des letzteren und der Umstand, daß der Glosso-pharyngeus bald in kleinerem, bald in größerem Abstand von der Stelle, wo er den N. hypoglosso-cervicalis überkreuzt, mit dem R. cervicalis descendens superior durch eine quer zu Oesophagus und Trachea verlaufende Anastomose (*a*) in Verbindung steht, erinnert lebhaft an die Verhältnisse bei *P. cristatus* oder *C. arcticus* (Fig. IV). Bei *Fulica atra* ist es speziell der dorsale Hauptast des R. pharyngeus N. glosso-pharyngei, welcher durch einen stark gewundenen, ziemlich kräftigen Zweig mit dem R. cervicalis descendens superior in Verbindung tritt, während bei *Podiceps cristatus*, wie wir sahen, die Verbindung eine mehrfache ist und im wesentlichen durch den ventralen Ast des R. pharyngeus N. glosso-pharyngei vermittelt wird. Etwas rostral vom Syrinx weisen die beiderseitigen R. cervicales descendentes superiores eine schwache Brücke (Fig. V, *br.*) auf, ehe sie in die M. sterno-tracheales eindringen. Die Nerven lassen sich als einheitliche Stämme, die fortgesetzt feine Zweige abgeben, weit in die langen Muskeln hinein verfolgen.

Vom Recurrens geht auch bei *Fulica* ein starker Ast auf dem gewöhnlichen Wege, zugleich mit Vena und Arteria syringea, und zwar in dem Winkel zwischen M. sterno-trachealis und Trachea zum unteren Kehlkopf und anastomosiert hier mit dem R. cervicalis descendens superior. Das aus beiden Nerven gebildete Geflecht breitet sich auf der Oberfläche der Syrinx aus.

Was den Anteil, den R. cervicalis descendens superior und R. recurrens an der Innervation nehmen, anbelangt, so soll hinzugefügt werden, daß ähnlich wie bei *P. cristatus* dem Recurrensast mindestens die Hälfte zuzuschreiben ist.

Weiter ist hervorzuheben, daß bei *F. atra* die Beteiligung eines auffallend starken Recurrensastes an der Innervation der Syrinx und das Zusammenlaufen des ebenfalls äußerst kräftigen N. vagus recurrens selbst mit dem dorsalen Ast des Glosso-pharyngeus hier besonders leicht zur Beobachtung gelangt. Der Recurrens (Fig. V, *r*) reicht kopfwärts, durch Abgabe von Zweigen an die Muskulatur des Oesophagus allmählich schwächer werdend, bis etwas über die Mitte des Halses hinauf. Ein Stück caudal von seinem Ende begegnet ihm der dorsale Ast des Glossopharyngeus (Fig. V, *g—d*), der auch seiner-

seits durch Abgabe von Ästen allmählich dünner geworden ist. Die beiden Nerven sind hier mit ihren Scheiden so eng verwachsen, daß sie ohne Zerreißung nicht zu trennen sind. Dieses eigentümliche Zusammenlaufen von zwei Nerven mit entgegengesetzter Richtung fand sich schon bei den Corviden und überhaupt bei allen Formen, welche keinen Kropf (*Columba*, *Gallus*) oder besonders weiten Oesophagus (*Cerchneis*) besitzen.

7. Laro-Limicolae (Rissa tridactyla, Larus marinus, Alca torda).

Die aus der Ordnung der Laro-Limicolae untersuchten Arten (*Rissa tridactyla*, *Larus marinus*, *Alca torda*) sind weniger interessant, da sie mehr oder weniger mit einer der schon beschriebenen Formen übereinstimmen.

Zwei verschiedene Mövenarten, nämlich Dreizehenmöve (*Rissa tridactyla*) und Mantelmöve (*Larus marinus*) wiesen dasselbe Schema der Nervenversorgung auf, soviel ich an den drei mir zur Verfügung stehenden Exemplaren sehen konnte. Bei ihnen ist ein rudimentärer, mit dem Vagus vollkommen verschmelzender R. cervicalis descendens inferior vorhanden, wie wir ihn z. B. bei *Fulica* (Fig. V, *c. d. i.*) gesehen haben.

Ein Faseraustausch an der Überkreuzungsstelle findet nicht statt. Dagegen ließ sich auch hier je ein Ast des Recurrens nachweisen, welcher mit dem R. cervicalis descendens superior zusammen die Syrinx versorgt. Soweit stimmen diese Mövenarten mit *Fulica atra* überein, ebenso was die relative Stärke der Nerven anbelangt. Ein Unterschied besteht eben darin, daß der Glosso-pharyngeus keinen Ast zum R. cervicalis descendens superior abgibt.

Der Tordalk (*Alca torda*), von dem ich zwei Exemplare untersuchte, die leider schon etwas maceriert ankamen, erinnert trotz der systematischen Verwandtschaft, welche zwischen den Lari und Alcae angenommen wird, sehr wenig an die Verhältnisse bei den Möven, vielmehr würde er eher mit *Podiceps cristatus* und teilweise mit *Fulmarus glacialis* zusammenzustellen sein, wenn nicht auch hier wieder gewisse Unterschiede vorkämen. Speziell an *P. cristatus* erinnert die ganze Anordnung des Plexus cervicalis (Fig. IV, 1), das Fehlen eines Vaguszuschusses, das völlige Fehlen eines R. cervicalis descendens inferior, sowie der Umstand, daß der Recurrens Äste zur Syrinx abgibt. Auch die relative Stärke der einzelnen Nerven ist ungefähr die gleiche wie bei *P. cristatus*. Dagegen fehlt bei *Alca torda*, ähnlich wie bei *F. glacialis*, die Abgabe von Ästen des Glosso-pharyngeus an

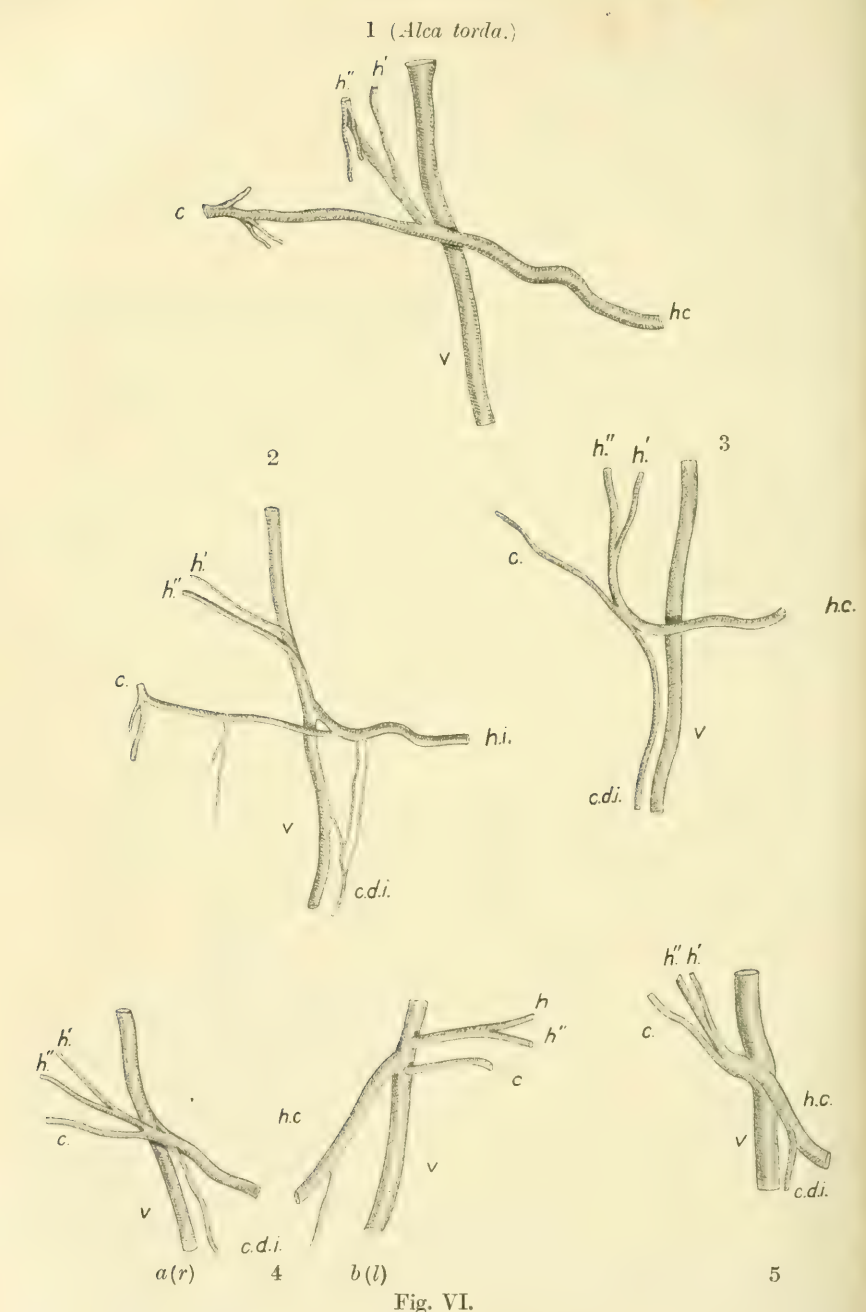


Fig. VI.

Plexus cervicales (rechte Seite) von 1. *Alca torda*, 2. *Columba Livia*, 3. *Tinnunculus alaudarius*, 4. *Corvus frugilegus*, rechte und linke Seite desselben Tieres, 5. *Corvus corone*. *h'* erste Hypoglossuswurzel, *h''*, zweite Hypoglossuswurzel; *c*, erster Cervicalnerv; *v*, Vagus; *h.c.*, N. hypoglosso-cervicalis; *c.d.i.*, R. cervicalis descendens inferior.

den R. cervicalis descendens superior, während *P. cristatus*, wie wir sahen, mehrere solche aufwies.

8. Columbae (Columba Livia).

Die Haustaube (*Columba Livia*) erinnert sehr an das Haushuhn, wenn man die Stärke der Syrinxnerven vergleicht. Im übrigen dagegen zeigen sich Anklänge an das bei den Finken beobachtete Schema, insofern auch hier der R. cervicalis descendens superior und ein Ast des Recurrens die Syrinx versorgen, während der R. cervicalis descendens inferior rudimentär ist.

Interessant ist die Bildung des Plexus cervicalis (Fig. IV, 2). Die beiden verschieden starken Hypoglossuswurzeln (*h'* und *h''*) treten gesondert in den Vagus ein, verlaufen ein Stück innerhalb desselben und verlassen ihn dann erst mit Vaguselementen gemischt als einheitlicher Stamm, der erst jetzt einen kräftigen Ast des ersten Cervicalnerven (*c*) empfängt. Der gebildete Hypoglosso-cervicalis gibt jetzt zwei feine Äste ab, welche durch Zuzug vom Vagus verstärkt einen R. cervicalis descendens inferior bilden, der bald wieder mit dem Vagus verschmilzt.

In folgender Tabelle (S. 570) habe ich versucht, die Unterschiede der einzelnen, von mir untersuchten Arten in bezug auf die Beteiligung der einzelnen Nerven an der Innervation der Syrinx übersichtlich zusammenzustellen.

II. Die Ganglienbildung am Schädel.

Ehe ich dazu übergehe, die Resultate der vorliegenden Untersuchungen zusammenzufassen, möchte ich noch in Ergänzung der allgemeinen, allerdings nur durch sehr schematische Abbildungen unterstützten Darstellung bei Bronn-Gadow auf die beigegebenen Abbildungen der Plexus cervicales und der Ganglien am Schädel aufmerksam machen. Auffallend ist die große Gleichförmigkeit dieser Bildungen, welche eine zusammenfassende Beschreibung passend erscheinen läßt.

Der Vagus erscheint, wenn man ihn durch das Foramen jugulare hindurch verfolgt, bis zu seinem Ursprung aus der Medulla oblongata als einheitlicher Stamm, während der dicht daneben hervorkommende Glosso-pharyngeus stets zwei oder mehrere Wurzeln zeigt, die auch getrennt den Schädel durchsetzen. Das bei Bronn-Gadow erwähnte »G. jugulare N. glosso-pharyngei« konnte ich bei keiner der von mir untersuchten Formen am entkalkten Präparat auffinden, ebenso nicht

	R. cerv. desc. sup.	R. cerv. desc. inf.	Recurrensast	Vaguszuschuß zum Hypoglosso-cervicalis	Abgabe von Ästen des Glossopharyngeus zum R. cerv. desc. sup.
Corvus	(+)	(+)	(+)	(+)	(—)
Turdus	(+)	(+)	(+)	(+)	(—)
Passer	(+)		(+)	(+)	(—)
Fringilla coelebs	(+)	erreicht den Syrinx nicht (Passer, Fringilla coelebs, Parus)	(+)	(+)	(—)
Parus	(+)		(+)	(+)	(—)
Sturnus vulgaris	(+)	(+)	(+)	(+)	(—)
Columba Livia	(+)	erreicht den Syrinx nicht	(+)	(+)	(—)
Alca torda	(+)	(—)	mehrere Äste	(—)	(—)
Larus marinus	(+)		(+)	(—)	(—)
Rissa tridactyla	(+)	erreicht den Syrinx nicht (Larus marinus, Rissa tridactyla, Fulica atra)	(+)	(—)	(—)
Fulica atra	(+)		(+)	(—)	ein Ast
Gallus Bankiva	(+)	(—)	(+)	(—)	(—)
Cerchneis tinnunculus	(+)	(+)	(+)	(—)	(—)
Fulmarus glacialis	(+)	erreicht den Syrinx nicht	mehrere Äste	(—)	(—)
Podiceps minor	(+)	(+)	(+)	(+)	(—)
Podiceps cristatus	(+)	(—)	zwei Äste (Podiceps cristatus, Colymbus arcticus)	(—)	mehrere Äste (Podiceps cristatus, Colymbus arcticus)
Colymbus arcticus	(+)	(—)		(—)	

(+) bedeutet vorhanden.
(—) bedeutet fehlt.

das benachbarte »G. radicis N. vagi«, welches mit dem ebenerwähnten verbunden sein soll. Allerdings ist das Verfolgen von Nerven auch durch den entkalkten Schädel so schwierig, daß ein Irrtum meinerseits nicht ausgeschlossen ist. Eine endgültige Entscheidung könnte nur auf Schnittpräparaten geliefert werden, da diese Ganglienanschwellungen jedenfalls recht unbedeutend sind.

Einige Wurzeln des Glosso-pharyngeus passieren dann das große sympathische G. cervicale supremum, welches stets eine feine Verbindung mit der zweiten Hypoglossuswurzel, vielleicht auch in seltenen Fällen mit dem ersten Cervicalnerven aufweist (z. B. Fig. I, *g. c. s.*). Bei *Fringilla coelebs* und *Podiceps cristatus* sah ich es außerdem mit dem Vagus durch einen kurzen, dicken Ast verbunden (Fig. II, *B*, IVa). Beim Durchgang des Glosso-pharyngeus durch das Ganglion findet nur teilweise ein Faseraustausch statt. Denn oft läßt sich gewöhnlich eine der Glosso-pharyngeus-Wurzeln ohne weiteres aus dem Ganglion herausziehen. Man sieht dann ein rundes Loch mit glatten Rändern, so daß in diesem Falle ein Faseraustausch wohl ausgeschlossen erscheint. Die Wurzeln des Glosso-pharyngeus schwellen dann bei den Corviden, ebenso wie bei *Turdus merula*, *T. musicus*, *Sturnus vulgaris*, *Passer domesticus*, *P. montanus*, *Fringilla coelebs* und auch bei *Podiceps minor* sofort, caudal oder mehr ventral vom G. cervicale supremum zu einem bedeutend kleineren Ganglion von rötlicher Farbe an, welches nach Bronn-Gadow dem »G. petrosum« der Säuger entspricht (z. B. Fig. I, *g. p.*). Bei allen anderen Formen, z. B. bei *P. cristatus*, *F. atra*, in einigen Fällen auch bei *F. coelebs* auf der linken Seite (Fig. II, *C*) wird dieses Ganglion erst in größerer Entfernung vom G. cervicale supremum gebildet. Wie aus der ganz unregelmäßigen Verbreitung der beiden Typen hervorgeht, dürften solche Einzelheiten wohl kaum eine besondere Bedeutung haben.

Der Glosso-pharyngeus verläßt das Ganglion petrosum als einheitlicher Stamm, der gewöhnlich erst jetzt vom Vagus einen Ast erhält (Fig. Ia, *vg*), der ihm an Stärke mindestens gleichkommt, öfters aber, z. B. bei *P. cristatus* (Fig. IVa) und *F. coelebs* (Fig. II, *B*) bedeutend stärker ist als der Glosso-pharyngeus selber. In bezug auf alle diese Zusammenhänge können übrigens auf der rechten und linken Seite sogar des nämlichen Tieres erhebliche Unterschiede auftreten. So fand ich z. B. bei einem Buchfinken auf der rechten Seite (Fig. II, *B*) annähernd typische Verhältnisse, während auf der linken (Fig. II, *C*) statt einer kurzen Verbindung des G. cervicale supremum mit dem Vagus und einer ebenfalls kurzen Verbindung des Glosso-pharyngeus

mit letzterem, zwei annähernd gleich starke, längere Vagusäste in das G. petrosum eintreten.

Der Glosso-pharyngeus teilt sich nun in zwei Äste, die bei manchen Arten, wie *Fulica atra* und *Podiceps minor* miteinander anastomosieren können (Fig. Va, IIIa). Diese Äste sind:

1. der R. lingualis, z. B. Fig. I, 1. Von diesem geht ein Ast über das Zungenbein hinweg zur Zungenwurzel, ein andrer unterhalb des Zungenbeins eben dahin und zur Stimmritze;
2. der R. pharyngeus (Fig. I, *ph*).

Nach der Darstellung bei Bronn-Gadow geht dieser Ast teils zum oberen Ende des Schlundes, teils durch einen dünnen Zuzug vom G. cervicale supremum verstärkt, zur Schleimhaut des oberen Schlundes und zu den Papillen der hinteren Gaumenfläche. Ich fand aber, daß diese Beschreibung mehr auf den R. cervicalis ascendens paßt, während der Ast des Glosso-pharyngeus fast ausschließlich den Oesophagus versorgt. Gewöhnlich teilt er sich zu diesem Zwecke, besonders auf der rechten Seite, nochmals in zwei Hauptäste, von denen der eine mehr ventral, der andre mehr dorsal, parallel dem Vagus, weit am Oesophagus hinunterzieht (z. B. Fig. I, *ph'*, *ph''*). Eine so enge Verbindung des am Oesophagus hinunterziehenden dorsalen Pharyngeusastes, wie sie von Bronn-Gadow als offenbar typisch angenommen wird (beide Nerven sollen sogar häufig durch eine gemeinsame Bindegewebsscheide verbunden sein), habe ich niemals gesehen. Möglicherweise liegt hier eine Verwechslung mit dem R. cervicalis descendens inferior vor.

Hinzuzufügen ist noch, daß vom G. cervicale supremum ein sehr dünner Nerv, der durch rötliche Färbung und seine Lichtbrechungsverhältnisse von den hier vorzugsweise besprochenen Nerven unterschieden ist, und über dessen Zugehörigkeit zum Sympathicus- oder Glosso-pharyngeus-System ich keine bestimmten Angaben machen kann, ein längeres oder kürzeres Stück neben dem Vagus hinabläuft und in der Halsmuskulatur verschwindet, ohne mit dem Vagus oder einem der Glosso-pharyngeus-Äste zu anastomosieren.

Der dorsale Glosso-pharyngeus-Ast (Fig. I, *ph''*) ist es gewöhnlich, der die früher erwähnte Verbindung mit dem R. recurrens N. vagi eingeht.

Der Vagus zieht nach Angabe des früher erwähnten starken Astes zum Glosso-pharyngeus (Fig. Ia, *vg*) als einheitlicher Stamm weiter. An der Stelle, wo er vom N. hypoglosso-cervicalis überquert wird,

besteht, wie wir sahen, häufig eine deutliche Verbindung zwischen beiden Nerven. Nach der Darstellung bei BRONN-GADOW soll der Vagus hier einen langen Ast vom G. cervicale supremum erhalten, was sicher bei den von mir untersuchten Arten nicht der Fall ist. Der Vagus verläuft dann weiter dicht neben dem Oesophagus und dorsal von diesem, ohne, wie gesagt, mit irgendeinem Nerven zu anastomosieren. Da, wo jeder Vagus den Bronchus derselben Seite kreuzt, werden nach BRONN-GADOW drei Äste abgegeben, von denen uns hier nur der Recurrens interessiert, dessen weiterer Verlauf ebenso, wie der des wichtigsten Syrinxnerven, des Hypoglossus, schon an den betreffenden Stellen ausführlich beschrieben worden ist.

E. Zusammenfassende Schlußbetrachtung.

Die vorstehenden Ausführungen zeigen:

1. daß die Art der Nervenversorgung der Syrinx auch bei sehr weit voneinander stehenden Vogelgruppen, wie es z. B. einerseits die Passeres, andrerseits die Taucher und Sturmvögel sind, eine weitgehende Übereinstimmung aufweist und daß insbesondere eine Abhängigkeit von der Organisationshöhe der Vögel und speziell dem Ausbildungsgrade der Syrinxmuskulatur nicht besteht.
2. Von zwei Nerven läßt sich allgemein sagen, daß sie an der Syrinxinnervation beteiligt sind, nämlich von dem R. cervicalis descendens superior und dem R. recurrens N. vagi, welch letzterer allerdings besonders bei den Passeres gegen den um vieles stärkeren R. cervicalis descendens superior sehr zurücktritt. Der anscheinend bedeutendste Unterschied zwischen den verschiedenen Vogelgruppen ist das Vorhandensein oder Fehlen des dritten in Betracht kommenden Nerven, des R. cervicalis descendens inferior, dessen Vorkommen durchaus nicht, wie THÉBAULT behauptet hat, auf die Corviden beschränkt ist, vielmehr schon von HAECKER und SETTERWALL für andre Passeres (*Turdus* u. a.) nachgewiesen worden ist.

Allein die Tatsache, daß sich ein R. cervicalis descendens inferior bei Formen mit so verschiedener Syrinxmuskulatur wie Krähen und Drosseln einerseits, Falken und Steißfüßen andrerseits findet, deutet schon darauf hin, daß ein Vorkommen oder Fehlen des R. cervicalis descendens inferior nicht von großer physiologischer Bedeutung sein kann.

Eine besondere Rechtfertigung erfährt diese Annahme noch dadurch, daß bei der Familie der Podicipidae, wie wir sahen, die eine Art (*P. minor*) einen gut ausgebildeten R. cervicalis descendens inferior aufweist, während der andren (*P. cristatus*) dieser Nerv fehlt. Aber auch angesichts der gleichartigen Abkunft der beiden Nervenstämme und mit Rücksicht darauf, daß sie da, wo beide vorhanden sind, beim Eintritt in die Syrinxmuskulatur durch Anastomosen in engste Verbindung miteinander treten, ist leicht zu begreifen, daß den besprochenen Unterschieden keine große Bedeutung zukommen kann.

3. Es konnte zunächst für die Corviden endgültig aus dem Zupfpräparate festgestellt werden, daß bei der Überkreuzung des N. hypoglosso-cervicalis mit dem N. vagus ein mehrfacher Faseraustausch besteht (Fig. Ib):

a) eine Abgabe von Vagusfasern an den Hauptstamm des N. hypoglosso-cervicalis sowohl, wie an den R. cervicalis descendens inferior;
b) ein Übergang von Fasern aus beiden Hypoglossuswurzeln und ebenso aus der Cervicaliswurzel sowohl in den Hauptstamm des N. hypoglosso-cervicalis, als in den R. cervicalis descendens inferior.

Ähnliche Verhältnisse fand ich bei verschiedenen andren Formen (*Turdus merula*, *Columba Livia*, *Podiceps minor*).

Aus diesen Gründen und mit Rücksicht auf die fast regelmäßig stattfindende Anastomosierung zwischen den in die Syrinxmuskeln eintretenden Nerven ist es nicht möglich, über die Versorgung einzelner Syrinxmuskeln durch bestimmte Nervenelemente etwas Genaueres auszusagen.

4. Es konnte gezeigt werden, daß bei einigen niederen Formen, *Podiceps cristatus*, *Colymbus arcticus* und *Fulica atra*, der R. cervicalis descendens superior mit dem dorsalen oder ventralen, oesophagealen Aste des Glosso-pharyngeus in mehrfache, zum Teil augenscheinlich metamer angeordnete Verbindung tritt (Fig. IVa, Va).

5. Ein Grund für die Tatsache, daß häufig Verschiedenheiten zwischen der rechten und linken Seite beobachtet wurden, liegt vielleicht in der in der Halstopographie regelmäßig vorkommenden Asymmetrie, welche durch die Rechtsverschiebung von Trachea und Oesophagus bewirkt wird.

6. Der, abgesehen von dieser Asymmetrie, bei allen untersuchten Vögeln beobachtete gleichförmige Verlauf der Nerven erklärt sich wohl

aus dem gleichartigen Bau des Halses, der den Nerven, die ebenso, wie die Gefäße, gern in den Bahnen geringsten Widerstandes verlaufen, immer dieselben Falten zwischen Trachea, Oesophagus und Halsmuskulatur darbot.

Unter demselben entwicklungsmechanischen Gesichtspunkte ist wahrscheinlich die Tatsache zu betrachten, daß der Recurrens und ein Ast des Glosso-pharyngeus sehr häufig zusammentreffen (z. B. Fig. V) und sogar, wie bei *Fulica atra*, eine so enge Verbindung hergestellt werden kann, daß die beiderseitigen Nerven durch eine gemeinsame Scheide verbunden sind.

Jedenfalls entsteht auf diese Weise bei einigen Formen außer der durch R. cervicalis descendens superior und inferior gebildeten ansa, sowie der durch N. vagus recurrens und N. hypoglosso-cervicalis gebildeten Schleife, an der Halsregion noch eine dritte, nämlich zwischen Vagus- und Glosso-pharyngeus-System.

Alles in allem ist also eine weitgehende Konstanz bezüglich der Innervation der Syrinx in der ganzen Klasse nachzuweisen, die um so auffallender ist, als ja die Syrinx in den einzelnen Gruppen eine so weitgehende Verschiedenheit zeigen kann. Die geringen bestehenden Verschiedenheiten, wie sie im übrigen ebenso gut innerhalb der niedersten, als bezüglich der Syrinxausbildung am höchsten organisierten Formen vorkommen (vgl. die Unterschiede zwischen den beiden Podicipidae und innerhalb der Passeres), sind jedenfalls zu unbedeutend, als daß sie sich für die Behandlung physiologischer und phylogenetisch-systematischer Fragen nutzbar machen lassen.

Die vorliegenden Untersuchungen sind im Zoologischen Institute der Universität Halle in der Zeit vom Oktober 1912 bis zum Januar 1914 unter Leitung von Herrn Professor Dr. Haecker ausgeführt worden.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Haecker, möchte ich an dieser Stelle für seine mannigfachen Ratschläge während der Fertigstellung meiner Arbeit ganz besonders danken. Ferner bin ich Herrn Professor Dr. Eisler für manchen wertvollen Rat technischer Art zu Danke verpflichtet.

Halle a. S., im August 1914.

Verzeichnis der für vorliegende Abhandlung benutzten Literatur.

Baer, Max: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.

Bonsdorff, E. J.: Nervi cerebrales Corvi Cornicis. Acta Soc. Sci. Fennicae. T. III. Helsingfors 1852.

Bronn, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Abt. 4. I. Anatomischer Teil. Leipzig 1891.

Couvreur, E.: Sur le pneumogastrique des oiseaux. Thèses présentées à la Faculté des sciences de Paris 1892.

Cuvier, G.: Über den unteren Larynx der Vögel. Reil's Arch. f. d. Physiologie. Bd. V. Halle 1802.

Fürbringer, Max: Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. II. Allgemeiner Teil. Amsterdam 1888.

Gadow, Hans: Notice of a communication on the arrangement and disposition of the muscles of the avian syrinx. Proc. Zool. Soc. London. p. 74. 1883.

Gegenbaur, Karl: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.

—: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. I. 5. Aufl. Leipzig 1892.

Haecker, Valentin: Über den unteren Kehlkopf der Singvögel. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898.

—: Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Jena 1900.

Leunis-Ludwig: Synopsis der Tierkunde. Bd. I, II. 3. Aufl. Hannover 1883.

Müller, Joh.: Über die bisher unbekannten typischen Verschiedenheiten der Stimmorgane der Passerinen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1845.

Savart, M. Felix: Mémoire sur la voix des oiseaux. Ann. de chimie et de physique. T. XXXII. Paris 1826.

Setterwall, Carl G.: Studier öfver syrinx hos polymyoda passeres. Lund 1901.

Stannius, H.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1846.

Thébault, V.: Sur le nerf de la voix chez les Oiseaux. Bull. du Mus. d'hist. nat. p. 237. Paris 1895.

—: Seconde note sur le nerf de la voix chez les Oiseaux. Ibid. p. 58. 1896.

—: Note sur l'innervation de l'organe vocal chez les Oiseaux. Ibid. p. 269.

—: Sur les nerfs sécréteurs de la trachée. Compt. Rend. de l'acad. d. sci. T. CXXIII. p. 431. Paris 1896.

—: Etude des rapports qui existent entre les systèmes pneumogastrique et sympathique chez les oiseaux. Ann. d. sci. nat. Zoologie et Paléontologie. T. VI. Paris 1898.

Wiedersheim, R.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 6. Aufl. Jena 1906.

Wunderlich, L.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova acta acad. caes. Leop. Carol. Bd. XLVIII. Halle 1886.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden.

II. Von der Gastrula bis zum Furciliastadium.

Von

Dr. Erwin Taube.

Mit 7 Figuren im Text und Tafel XV—XXI.

Material.

Vorliegende Arbeit stellt eine Fortsetzung meiner »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden« dar (Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XCII. 1909), die ich seinerzeit vom ungefurchten Ei bis zur Gastrula verfolgte.

Als ich im Sommer 1911 meine Untersuchungen im Münchener Zoologischen Institut wieder aufnahm, hatte ich mich schon rechtzeitig im Frühjahr an die biologischen Stationen in Villefranche und in Bergen mit der Bitte um Zusendung von Material gewandt. Nur aus Bergen erhielt ich eine Sendung von mehreren Planctonproben. Es erwies sich aber, daß in den meisten Proben sich weder Eier noch Larven fanden, während nur einige wenige eine geringe Menge von Material boten. Ich wäre somit fast nur auf mein altes Material angewiesen gewesen, wenn nicht der im Münchener Institut arbeitende Zoologe, Herr Dr. Krüger, mir sein Planctonmaterial, das er im selben Frühjahr bei Monaco gesammelt hatte, in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt hätte, wofür ich ihm auch hier meinen besten Dank sage. In diesem Material fand sich eine nicht sehr große Menge gut konservierter Eier, die mir einige wertvolle Schnitte lieferten.

Da sich im Laufe des Jahres beim Weiterarbeiten trotzdem ein empfindlicher Mangel an Material bemerkbar machte, so stand ich im Frühjahr 1912 vor der Alternative, entweder mir wieder aufs Geratewohl Planctonmaterial von einigen biologischen Stationen schicken zu lassen, oder mich selbst zu einer Reise nach Bergen zu entschließen, um an Ort und Stelle neues, geeignetes Material zu sammeln und,

vor allen Dingen, noch einige Beobachtungen an den lebenden Tieren zu machen. Ich entschloß mich zu letzterem und benutzte im Frühjahr 1912 einen $3^1/_2$wöchigen Urlaub zusammen mit den Osterferien zu einer Reise nach Bergen.

Während meiner Durchreise durch Christiania hatte ich Gelegenheit, mich dem Nestor der norwegischen Zoologen, dem bekannten Crustaceenforscher Herrn Professor G. O. Sars, vorzustellen. Das Zusammentreffen mit Herrn Professor Sars war mir besonders interessant und wertvoll, weil er der einzige Forscher ist, der nicht nur die postembryonale Metamorphose der Euphausiden schildert, sondern auch eine Darstellung der Furchung und der ersten embryonalen Vorgänge gibt (On the propagation and early development of Euphausiidae, Arch. Math. Natur. Kristiania. Bd. XX. 1898). Sehr wichtig war es mir, von Herrn Professor Sars zu erfahren, daß er der Meinung sei, das in Rede stehende Material gehöre zu *Boreophausia Raschii* und *Nyctiphanes norvegicus*, was ich selbst früher mit Sicherheit nicht feststellen konnte. Wichtig für die Feststellung der Laichzeit war auch die Mitteilung, daß Professor Sars sein Material im Christianiafjord im Juli und August gesammelt hatte. Wenn die Verschiedenheit des Klimas in Bergen und Christiania wohl auch eine Verschiebung der Laichzeiten bedingt, so kann man immerhin annehmen, daß *Nyctiphanes* und die nahe verwandten Euphausiden fast ein halbes Jahr hindurch, vom März bis zum August, laichen.

Äußerst dankbar bin ich Herrn Professor Sars auch dafür, daß er mir sein 1895 im Christianiafjord gesammeltes Material an Euphausideneiern und einige von ihm bestimmte ausgewachsene Exemplare von *Nyctiphanes norvegicus* überließ. An diesem Material konnte ich nun die vollkommene Identicität meines Materials mit den von Herrn Professor Sars untersuchten Eiern feststellen. Im Herbst 1913 hatte Herr Professor Sars noch die große Liebenswürdigkeit, mir ältere Stadien von *Boreophausia* und *Nyctiphanes* zuzusenden. Leider war das Material aber nur in Spiritus konserviert und erwies sich daher für histologische Zwecke als unbrauchbar.

Von Christiania aus unternahm ich noch eine Fahrt zu der südlich von der Stadt am Christianiafjord beim Städtchen Dröback gelegenen, biologischen Station. Am Vor- und Nachmittage des 21. März bis 3. April machte ich Fahrten auf den Fjord hinaus und fischte in verschiedenen Tiefen von der Oberfläche bis zu 100 m. Das Resultat war aber gleich Null. Zum Teil mag es von ungünstigen Strömungen, zur Hauptsache aber wohl von der noch herrschenden, nied-

rigen Wassertemperatur, hervorgerufen durch den strengen Winter, abgehangen haben.

In Bergen herrschte bei meiner Ankunft noch Schneewetter, so daß meine Aussichten auf Erfolg anfangs gering erschienen. Glücklicherweise änderte sich in wenigen Tagen das Wetter so weit, daß ich den größten Teil meines Aufenthaltes in Bergen warmes Frühlingswetter und spiegelglattes Meer hatte. Die ersten kleinen Bootfahrten in der Nähe der Stadt zeigten mir, daß Material zu haben sei, wenn auch nicht sehr zahlreich, und erst eine größere am 29 März/11. April in den Herlöfjord unternommene Exkursion brachte mir reiches Material, besonders an Nauplien, Metanauplien und zum Teil noch älteren Stadien. Meine Sammeltätigkeit zeigte mir auch dieses Mal, daß man bei diesem Material sehr vom Zufall abhängig sei, und bestärkte mich in der Meinung, daß *Nyctiphanes* in Schwärmen auftritt und laicht. Wahrscheinlich ist es, daß viele Tiere gleichzeitig laichen, denn nur so kann ich eine mir schon früher aufgefallene Beobachtung erklären, daß man in einem Fang meist Tiere oder Eier auf annähernd gleichem Entwicklungszustande trifft. So erfuhr ich jetzt, daß das Material, das ich seinerzeit im Frühjahr 1908 in München erhielt, von einem einzigen Fang herstammte. Und dabei bestand er aus Tausenden von Eiern auf einem Stadium von 4—16 Blastomeren und nur wenige waren jünger oder älter. Interessant ist auch, daß dieser Fang ganz an der Oberfläche gemacht wurde. Man fand die Eier in solcher Menge an der Oberfläche schwimmend, daß das bloße Auge an einer bestimmten Stelle eine Trübung des Wassers erkennen konnte und man die Eier bloß zu schöpfen brauchte.

Zu erwähnen ist noch ein dreitägiger Aufenthalt, den ich in Solsvik, westlich von Bergen, an der äußersten Grenze des Skjärengürtels nahm. Ich hatte diesen kleinen, nur von einigen Fischern bewohnten Ort aufgesucht, um die Möglichkeit zu haben, in den äußersten Fjords und sogar im offenen Meer nach Plancton zu fischen. Da ich vom Wetter begünstigt war, so konnte ich zu jeder Tageszeit und einmal auch in der Nacht mich weit ins offene Meer hinausrudern lassen und hier in verschiedenen Tiefen fischen. Leider brachte mir aber diese Exkursion fast gar kein Material ein. Immerhin haben die früheren und einige spätere Exkursionen mir so viel Material geliefert, daß ich nicht nur Beobachtungen am lebenden Objekt machen, sondern auch reiches Material nach Hause bringen konnte, das mich in den Stand setzte, meine Untersuchungen abzuschließen. Die Sommermonate 1912 arbeitete ich im Dorpater Zoologischen Institut, in dem

mir von meinem hochverehrten, früheren Lehrer, Herrn Prof. Dr. v. KENNEL, freundlichst ein Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt war. — Den größten Teil meiner Untersuchungen machte ich späterhin in Riga. — Großen Dank schulde ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. R. VON HERTWIG, meinem Münchener Lehrer, für die wertvollen Winke, die er mir bei meiner Arbeit und bei der freundlichst übernommenen Durchsicht meines Manuskriptes zuteil werden ließ.

Methoden.

Nach meinen früheren Erfahrungen verwandte ich zum Konservieren des ganzen Fanges hauptsächlich BOUINsche Lösung (15 Teile gesättigte, wäßrige Pikrinsäure, 5 Teile Formol (40%) und ein Teil Eisessig). Ich wandte dieses Mal auch in größerem Maßstabe FLEMMINGsche Lösung an, die sich für die älteren Stadien als sehr brauchbar erwies und bei nachfolgender Färbung mit Eisenhämatoxylin vorzügliche Bilder gab. Von Sublimatgemischen kamen noch das ZENKERsche und die vom RATHsche Mischung (Sublimat, Pikrinsäure und Essigsäure) zur Verwendung. Eier und Larven wurden immer, mit Ausnahme des in FLEMMINGscher Lösung konservierten Materials, zuerst in toto gefärbt. Ich benutzte dazu Boraxcarmin, Pikrocarmin, Hämalaun. Für Untersuchungen am ganzen Objekt bei nachträglicher Aufhellung mit Glycerin oder Nelkenöl erwies sich die Boraxcarminfärbung als die geeignetste, die selbstverständlich auch bei Schnitten sehr gute Resultate ergab. Die Art der Verwertung des Glycerinmaterials habe ich in meiner früheren Arbeit angegeben.

Während bei der Untersuchung der Furchungsstadien hauptsächlich die heilen Objekte in aufgehelltem Zustande beobachtet wurden, kam bei den weiteren Entwicklungsstadien natürlich in erster Linie das Schnittverfahren in Betracht. Die Schnitte wurden in allen drei Ebenen ausgeführt. Bei den vorgerückteren Stadien, Nauplius, Metanauplius und Calyptopis, gelingt die Orientierung natürlich leicht, weil die abstehenden Extremitäten immer ein deutliches Orientierungsmerkmal geben. Nur der Calyptopis kann nicht immer in seiner ganzen Länge quer oder horizontal geschnitten werden, da er fast immer stark gekrümmt ist. Viel mißlicher steht es mit den jüngeren Stadien, die sich zwischen junger Gastrula und freischwimmendem Nauplius einschalten. Die Schwierigkeiten, die sich dabei ergeben, habe ich schon in meiner früheren Arbeit geschildert. Ich mußte es auch jetzt hauptsächlich dem Zufall überlassen, von diesen Stadien gut orientierte Schnitte zu erhalten.

Das in Flemmingscher Lösung konservierte Material wurde mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain weiter behandelt und mit Lichtgrün oder Säurefuchsin nachgefärbt. Namentlich bei der Nachfärbung mit Lichtgrün erhielt ich dabei wunderschöne Bilder. Auch bei Hämalaunfärbung wurde mit den beiden genannten Plasmafarbstoffen nachgefärbt, wobei sich das Säurefuchsin als brauchbarer erwies und besonders schöne Färbungen der quergestreiften Muskulatur ergab.

Während meines Frühjahrsaufenthalts 1912 in Bergen lag mir daran, einen Versuch zu wiederholen, den ich schon früher einmal in Villefranche gemacht hatte, nämlich das Züchten von Larven aus Eiern. Tatsächlich ist mir dieses nun auch geglückt, und nur mein kurz bemessener Aufenthalt an der biologischen Station in Bergen verhinderte mich, den Versuch zu wiederholen, der das zweite Mal wohl besser geglückt wäre. Dem Züchtungsversuch solcher pelagisch frei lebender Eier und Larven stellen sich mancherlei Schwierigkeiten in den Weg. Vor allen Dingen ist es nötig, tadellos lebensfrisches Material zu verwenden. Dieses ist aber bei der Bergenser Station nicht ganz leicht. Die Station liegt im innersten Winkel des »Puddefjords«, der bei der Station nicht sehr tief und durch Abwässer stark verunreinigt ist und daher kein reiches Tierleben, mithin auch keine Euphausideneier aufweist. Erst wenn man in den Byfjord hinausgerudert ist, findet man gewöhnlich Eier und Larven in nicht sehr großer Zahl. Natürlich leidet bei der größeren Länge des Rückweges zur Station die Lebensfähigkeit der Eier. Eine andre Schwierigkeit bestand in der Beschaffung von frischem Wasser. Da die Seewasserleitung zurzeit nicht funktionierte, mußte das Wasser in allen Gläsern täglich gewechselt werden. Da in großen Gläsern das Auffinden der isolierten Tiere sehr schwer ist, so wurden zur Kultur flache Petrischalen verwandt, die einerseits den Vorteil boten, daß bei ihnen eine große Wasseroberfläche mit der Luft in Berührung kam, und die andrerseits sich bequem unter die Präparierlupe stellen ließen. Die Gläser wurden anfangs offen gehalten, wobei sich ein Mißstand zeigte, der später nach dem Zudecken auch nur teilweise schwand, nämlich das Verschmutzen des Wassers. Wird auch der aus der Luft stammende Staub abgehalten, so enthält das Meerwasser, falls es nicht filtriert ist, doch immer eine Menge feinsten, mikroskopischen Detritus, der sehr bald an den langen Borsten und den Extremitäten des Nauplius hängen bleibt, das Tier am Weiterschwimmen hindert und es schließlich mit einem richtigen Schmutzpanzer be-

kleidet, so daß es, auf dem Boden liegend, nur wenige hilflose Bewegungen machen kann. In diesem Schmutzüberzug sammeln sich bald zahlreiche Bakterien und Schmarotzerinfusorien. Infolge aller dieser ungünstigen Lebensbedingungen starben die Tiere gewöhnlich recht bald. Als ich diesen Mißstand bemerkte, versuchte ich die Tiere einer täglichen Reinigung zu unterziehen, indem ich jedes einzelne im Uhrschälchen unter dem Mikroskop mit Hilfe von Nadeln vom anhaftenden Schmutz befreite. Natürlich kam es leicht vor, daß man ein Tier, trotz größter Aufmerksamkeit, durch eine unvorsichtige Bewegung mit der Nadel erheblich verletzte oder sogar tötete. Als ich später an Stelle der Nadeln feine Pferdehaare, die am Ende schräg abgeschnitten waren, benutzte, hatte ich mehr Erfolg und konnte täglich manchen Gefangenen von seinem Schmutzpanzer befreien und ihm seine Beweglichkeit wiedergeben. Jedenfalls ist es mir bei meinen Versuchen gelungen, die Umwandlung von Eiern auf dem Stadium von 32 Zellen bis zu Gastrulen und Nauplien und die Entwicklung von Gastrulen in Nauplien und Metanauplien zu beobachten, wobei einzelne Exemplare bis zu 19 Tagen in der Gefangenschaft gehalten wurden.

Zum besseren Verständnis des Folgenden will ich eine kurze Rekapitulation der Resultate meiner früheren Arbeit, in der die Furchung des Eies bis zur Gastrulation beschrieben ist, vorausschicken.

Das dotterreiche Ei furcht sich total und nicht ganz äqual. Die erste Furche teilt das Ei in zwei nicht ganz gleiche Stücke. Dasselbe tut die zweite Furche mit diesen beiden ersten Blastomeren. Durch die nächste Teilung entstehen acht Zellen, die gewissermaßen zwei ineinandergreifende, nicht ganz geschlossene Ringe darstellen, von denen jeder aus vier Zellen besteht. In diesem Stadium fällt eine Zelle durch ihre Größe und eigentümliche Spindelfigur auf. Diese Zelle bezeichnet den vegetativen Pol des Eies. Ihre Spindel zeigt an einem Ende eine viel größere Plasmaanhäufung als am andern. Beim Übergang in das 16-Zellenstadium teilt sich diese Zelle in zwei ungleich große Blastomeren, wobei die kleinere jedoch an dem Spindelende entsteht, das von der größeren Plasmaanhäufung umgeben ist. Mithin bekommt die größere Zelle eine größere Dottermenge zugeteilt, und vermag daher nur verspätet der nächsten Teilung zu folgen. Diese Zelle ist nun die Stammzelle zweier großer Zellen, die uns noch später beschäftigen werden; ich bezeichne diese beiden Zellen mit E_1 und E_2. Bis zu diesem Stadium, das aus 32 Zellen besteht, haben sich alle Blastomeren immer regelmäßig geteilt. Die Ansicht des vege-

tativen Pols in diesem und im nächsten Stadium zeigt ein sehr charakteristisches Bild: die beiden *E*-Zellen, umgeben von einem Kranz von acht Zellen, die ich als »Kranzzellen« bezeichne. Auf Schnitten sieht man, daß die beiden *E*-Zellen nicht mehr den Charakter gewöhnlicher Blastodermzellen haben, sondern hochcylindrisch geworden sind und mit ihrem dotterreichen Ende sich tief bis über das Centrum des Eies einsenken. Beim Übergang zum nächsten Stadium bleiben die Zellen um den vegetativen Pol herum bedeutend in der Teilung zurück und die beiden *E*-Zellen teilen sich überhaupt nicht. Da sich also nur 30 Zellen teilen und zwei ungeteilt in das nächste Stadium übergehen, so besteht das Ei nun aus 62 Zellen. Bei dem Übergang in dieses Stadium werden die acht Kranzzellen durch eine äquatoriale Furche so geteilt, daß die acht um die *E*-Zellen herum liegenden Enden als Kranzzellen erhalten bleiben. Von ihren Schwesterzellen rücken sechs in den Verband der übrigen Ectodermzellen, während zwei in Zukunft Mesenchym liefern (M_I und M_{II}).

Beim Übergang in das nächste Stadium teilen sich die beiden *E*-Zellen nicht, sondern rücken ungeteilt in die Tiefe. Es entsteht mithin eine Gastrula aus 122 Zellen. Auch die Kranzzellen und die beiden Mesenchymzellen waren in der Teilung zurückgeblieben, so daß man sie manchmal in voller Teilung antreffen kann, während alle übrigen Zellen schon Kerne im Ruhestadium zeigen. Wenn sich die Kranzzellen teilen, so sind ihre Spindeln radial zum Centrum des Eies eingestellt, und das abgeschnürte Octett von Zellen übt einen Druck auf die beiden Entodermzellen aus: sie werden von der Oberfläche abgedrängt und rücken mit dem nachfolgenden Octett in die Tiefe. Dieser Vorgang wiederholt sich unter gleichzeitiger Verengerung des Gastrulamundes, so daß sich ein nach innen vorspringender Zellpfropf bildet, an dessen Spitze die großen Kerne der Entodermzellen sichbar sind. Fig. 30 meiner früheren Arbeit gibt davon eine klare Vorstellung.

Frühere Untersuchungen.

In meiner früheren Arbeit erwähnte ich, daß die Euphausiden bis jetzt noch so gut wie gar nicht zum Gegenstand embryologischer Untersuchungen gemacht worden seien und zitierte die wichtigsten Arbeiten. Ich brauche daher jetzt nur noch einiges, was mehr auf die vorliegende Arbeit Bezug hat, nachzutragen.

Metschnikoff (22) untersucht 1869 Larven, die er bei Messina gefunden hat und die offenbar der von Claus beschriebenen *Euphau-*

sia Mülleri angehörten. In einer späteren Mitteilung (23, 1871) vervollständigt er seine Beobachtungen nach seinem in Villafranca gesammelten Material. Es wird ein eine reife Larve enthaltendes Ei beschrieben, an der schon drei deutliche Extremitätenpaare sichtbar sind. Die ausschlüpfende Larve hat Naupliuscharakter. »Die einzige vorhandene Öffnung der Larve ist die Mundöffnung, welche in der Mitte zwischen den Extremitäten des dritten Paares gelagert ist; sie erscheint in Form eines sehr kleinen Loches, welches in eine dünne Speiseröhre führt. Als die letzte Auszeichnung der jüngsten *Euphausia*-Larven muß ich die rote Färbung des unteren Körperendes erwähnen, sonst ist die Larve so farblos und durchsichtig, daß man nur mit großer Mühe einige innere Organe unterscheiden kann« (S. 398). Obgleich es METSCHNIKOFF gelang, Larven einige Zeit am Leben zu erhalten, konnte er doch nicht verschiedene Stadien an einem und demselben Exemplare verfolgen, weil die Larven nach kurzer Zeit in seinen Versuchsgläsern starben. Weiter wurde das Auftreten der nächsten drei Extremitätenpaare, der Oberlippe und des unpaaren Auges beobachtet. »Zu den Neubildungen während dieses Stadiums müssen zwei kleine Anhänge gerechnet werden, welche in dem Zwischenraum zwischen der Oberlippe und dem Unterkiefer ihren Platz haben und wahrscheinlich zu einer Art Unterlippe sich bilden« (S. 399). Das dritte Schwimmfußpaar des Nauplius zieht sich stark zusammen, krümmt sich und wird zur Mandibelanlage, während das dritte Paar der neu angelegten Metanaupliusextremitäten sich in zwei beinahe gleich große Lappen teilt.

Die Abbildungen zeigen eine ältere Metanaupliuslarve, mit rudimentärem Postabdomen, zwei Paar wohl entwickelten Schwimmfüßen, während die übrigen Extremitäten nur durch acht Zapfen repräsentiert sind. Beobachtet wurden auch die von CLAUS beschriebenen Stäbchenbüschel an den Augen und der Darmkanal mit zwei seitlichen Leberanhängen.

In seiner zweiten Arbeit bildet METSCHNIKOFF die älteste von ihm beobachtete Larve ab, die er in die jüngste von CLAUS beschriebene Larvenform übergehen sah. Dieses Stadium zeichnet sich durch die Bildung von Nebenästen an den meisten Mundteilen und durch die Größenzunahme des Schwanzes aus.

BROOKS und HOYLE (5, 1887—88) beschreiben die Metamorphose britischer Euphausiden, besonders von *Nyctiphanes norvegicus*, *Boreophausea Raschii*, *B. inermis* und *Thysanoessa borealis*. Sie erwähnen zwei Arten von Eiern, die sich nur ein wenig durch die Größe unter-

scheiden. Beim ersten Auftreten der Naupliusextremitäten gelingt es ihnen nicht, das Vorderende des zukünftigen Tieres zu erkennen. Es folgt eine kurze Beschreibung des Nauplius-, Metanauplius-, Calyptopis-, Furcilia- und Cyrtopiastadiums, wobei auch in einigen Fällen die ungefähre Zahl der zwischenliegenden Häutungen angegeben wird.

G. O. Sars' wichtige Arbeit über die Entwicklung der Euphausiden (30, 1898) ist, so weit sie sich auf die Furchung des Eies bezieht, schon in meiner ersten Arbeit besprochen worden. Es bleibt mir also noch übrig, seine weiteren Beobachtungen über Gastrulabildung und Larvenformen zu erwähnen.

Sars beobachtet zwei große Zellen, die anfänglich an der Oberfläche liegen und schließlich von den Nachbarzellen überwachsen werden. Er spricht sie als Entodermzellen an. Die Stelle, an welcher sie von den Ectodermzellen überwachsen werden, ist durch eine leichte Vertiefung ausgezeichnet und stellt den Blastoporus dar, der von einer ziemlich regelmäßigen Rosette ungefähr keilförmiger Ectodermzellen umgeben ist. Zu dieser Zeit ist eigentlich nur eine einzige wohl ausgebildete Zellschicht zu erkennen, nämlich das Ectoderm, während das Entoderm eine kompakte Zellmasse darstellt, die den centralen Teil des Eies ausfüllt. Am innern Winkel des Blastoporus liegen Zellen, die von den anliegenden Ectodermzellen abstammen, sich stärker färben und die ersten Anfänge des Mesoderms darstellen. Das dazugehörige Bild (Fig. 14) entspricht aber nicht den tatsächlichen Verhältnissen. Weiter heißt es: »The central entodermal mass at the same time gradually assumes the character of a defined layer by the invagination of the gastral hollow« (p. 20). Dieses stimmt nicht. Denn erstens kann von einer Entoderm»schicht« um diese Zeit noch gar keine Rede sein, so lange es sich um eine Gastrula oder junge Embryonen handelt. Erst viel später — im Nauplius- und Metanaupliusstadium — zeigen sich Anzeigen einer schichtförmigen Lagerung von Entodermzellen. Was nun zweitens eine Gastralhöhle anbelangt, so läßt sie sich überhaupt zu keiner Zeit beobachten, es sei denn, man wolle das zuweilen auftretende enge und kurze Lumen des Gastrulahalses als eine »Höhle« bezeichnen. Es stimmt also auch nicht, wenn Sars von einer älteren Gastrula sagt, man könne an ihr leicht die Ausdehnung der Gastralhöhle an dem durchscheinenden dunkel gefärbten Mesoderm erkennen. Das Mesoderm ist tatsächlich da, nur umgrenzt es keine Höhle, sondern eine kompakte Entodermzellenmasse. Der einzige Hohlraum, der um diese Zeit im Ei noch vorhanden sein kann,

ist, wie ich früher gezeigt habe, ein Rest einer kleinen, primären Furchungshöhle.

Sars beschreibt fernerhin sehr genau das Aussehen eines jugendlichen Embryo, eines Nauplius, des Metanauplius und der drei Calyptopisstadien. Obgleich seine Schilderungen sich fast nur auf die äußere Morphologie dieser Larvenformen erstrecken, will ich hier doch einiges, so weit es für uns von Interesse ist, erwähnen.

An der Gastrula bilden sich zwei seitliche Vorwölbungen, aus denen sich die drei Paar Naupliusgliedmaßen entwickeln. Daran, daß zwei von ihnen schwach zweilappig sind, erkennt man, welches das vordere und welches das hintere Ende des jungen Tieres ist, weil ja das ungespaltene Glied zur ersten Antenne wird und mithin das vordere Ende bezeichnet. Die Seite, nach welcher die gespaltenen Enden der zweiten und dritten Extremität gerichtet sind, ist die Dorsalseite. Die Extremitäten lösen sich allmählich von den Seiten des Körpers los und sind schließlich nur ventral mit ihm befestigt. Durch energische Bewegungen seiner Gliedmaßen befreit sich der junge Nauplius um diese Zeit aus der Eihülle.

Beim jungen Nauplius glaubt Sars in einer leichten Vertiefung in der Nähe der hinteren Extremität den Platz zu sehen, wo der Gastrulamund sich bildete. Eine wirkliche Mundöffnung oder Mundwerkzeuge sind aber um diese Zeit noch nicht zu sehen. Auch der schon mehr ausgebildete und beweglichere Nauplius, der nach der ersten Häutung erscheint, zeigt noch keine Spur eines Mundes oder von Mundteilen und ist daher nicht im Stande, Nahrung zu sich zu nehmen. Doch lassen sich die ersten Anzeichen von Mundteilen bei einem alten Nauplius wohl schon erkennen, indem sie durch die Naupliushaut hindurch scheinen. Ich erwähne diese Beobachtung ganz besonders, weil es mir auch anfangs sehr überraschend schien, daß ein Nauplius von so beträchtlicher Größe und solcher Beweglichkeit noch nicht imstande sein sollte, Nahrung zu sich zu nehmen. Sowohl an ungefärbten wie an gefärbten Exemplaren glaubt man nämlich ganz deutlich eine Mundöffnung zu sehen und ist dann sehr erstaunt, sie auf Schnitten nicht wiederfinden zu können, weil alles kontinuierlich von der Larvenhaut überzogen wird.

Der Metanauplius zeichnet sich durch die Umwandlung des dritten Extremitätenpaares zu Mandibeln und das Auftreten von drei neuen Extremitätenanlagen, nämlich von zwei Paar Maxillen und einem Paar Kieferfüßen, aus. An der Innenseite der Mandibeln findet man

noch zwei nebeneinander gelagerte Vorwölbungen als Anlage der Unterlippe. In der Mitte des durchsichtigen Körpers erkennt Sars eine opake Zellmasse, die im Begriff steht, sich in die Leber zu differenzieren, und dahinter den Darmkanal, der sich in der Nähe des hinteren Körperendes öffnet. Auch das Herz ist deutlich zu sehen.

Das Calyptopisstadium wird charakterisiert durch die kapuzenförmige, vordere Ausdehnung des Carapax, welche die sich entwickelnden Augen bedeckt, die erst im Furciliastadium seitlich frei hervorgestreckt werden. Sars unterscheidet drei verschiedene Calyptopisstadien, deren Beschreibung sich hauptsächlich auf die Form des Körpers und der äußeren Anhänge erstreckt. Der Darm ist im ersten Stadium in seiner ganzen Ausdehnung zu sehen; nach vorn verlängert er sich zu einem medianen Blindsack. Die Lebersäcke sind ziemlich deutlich zu unterscheiden, und jeder zeigt drei von großen Zellen ausgekleidete Läppchen.

Im zweiten Stadium beginnt die Entwicklung der zusammengesetzten Augen.

Im letzten Calyptopisstadium bespricht Sars genau die Entwicklung der äußeren Anhänge, besonders der Mundwerkzeuge.

Züchtungsversuche.

Ich lasse hier die Notizen folgen, die ich mir bei meinen Kulturversuchen gemacht habe.

Kultur Nr. 1.

13. IV. 12; $\frac{3}{4}1^{h}$ p. m.

Ein Exemplar von 16 Zellen, drei Exemplare von 32 Zellen.

14. IV. 12; $\frac{3}{4}1^{h}$ p. m.

Alle vier Exemplare sind zu Gastrulen geworden, wenn auch, wie es scheint, mit kleinen Unregelmäßigkeiten. Ein Exemplar, das sehr gut entwickelt war, zeigte schon deutlich die Anlage der drei Extremitätenpaare.

15. IV. 12; 11^{h} a. m.

Zwei Exemplare nicht weiter entwickelt, etwas unregelmäßig. Ein Exemplar mit unregelmäßiger Extremitätenanlage. Ein Exemplar gut entwickelt, mit tief gespaltenen Extremitäten, aber noch in der Gallerthülle.

16. IV. 12; $\frac{1}{2}10^{h}$ a. m.

Die beiden ersten Exemplare wie am vorigen Tage. Beim dritten Exemplar die Extremitätenanlage etwas stärker. Das letzte

Exemplar hat die Hülle abgeworfen und ist ein frei schwimmender Nauplius geworden, der einen Defekt hat.

17. IV. 12; ½7^{h} p. m.

Die zwei ersten Exemplare noch in der Gallerthülle, nicht weiter entwickelt, vielleicht schon tot. Nr. 3 ohne Gallerthülle, beweglich, Extremitäten zum Teil schon abstehend, abnorm entwickelt. Nr. 4 frei schwimmender, sehr beweglicher Nauplius, unregelmäßig und mit Defekt.

18. IV. 12; ¼11^{h} a. m.

Nr. 1 und 2 abgestorben.

Nr. 3 junger, abnorm entwickelter Nauplius.

Nr. 4 wie am vorigen Tage.

19. IV. 12; ½10^{h} a. m.

Nr. 4 tot.

Nr. 3 lebt noch.

20. IV. 12; ¾11^{h} a. m.

Abgestorben.

Kultur Nr. 3.

13. IV. 12; ¾1^{h} p. m.

Acht alte Gastrulen.

14. IV. 12; ¼2^{h} p. m.

Sieben Exemplare gut weiter entwickelt, alle mit Extremitätenanlage. Bei fünf Exemplaren waren die zweite und dritte Extremität schon deutlich gespalten, bei zweien nur die mittlere, d. h. die spätere zweite Antenne, während die dritte nur eine Andeutung einer Spaltung zeigte. Eins von den ersteren Exemplaren wahrscheinlich mit Defekt.

Das achte Exemplar verloren.

15. IV. 12; ½12^{h} a. m.

Alle sieben Exemplare gut entwickelt, mit zwei gespaltenen Extremitäten. Alle noch in der Gallerthülle.

16. IV. 12; ¾10^{h} a. m.

Vier Exemplare — freischwimmende Nauplien.

Zwei Exemplare, bei denen die beiden vorderen Extremitäten schon abstehend und beweglich sind. Eins von diesen Exemplaren ohne Gallerthülle, die hintere, noch anliegende Extremität aber schon etwas beweglich, das andre Exemplar mit geplatzter und geschrumpfter Gallerthülle. Ein Exemplar so wie am vorigen Tage noch in der Gallerthülle, zeigt aber schon Bewegung.

17. IV. 12; 7^h p. m.

Alle sieben leben.

Vier freischwimmende Nauplien, zwei davon äußerst beweglich, zwei mit anhaftender kleiner Luftblase, oft daher an der Oberfläche. Zwei junge Nauplien ohne Gallerthülle, aber noch nicht freischwimmend. Ein junger Nauplius mit Resten der geplatzten Hülle, Extremitäten noch nicht ganz frei.

18. IV. 12; $\frac{1}{2}11^h$ a. m.

Alle lebend; wie am vorigen Tage.

19. IV. 12; $\frac{3}{4}10^h$ a. m.

Fünf freischwimmende Nauplien, einer davon mit Defekt und schwachen Lebenszeichen, ein andrer sehr beweglich, mit Anlage der Oberlippe und der drei Metanaupliusextremitäten.

Zwei junge Nauplien, der eine mit, der andre ohne Rest der Gallerthülle.

20. IV. 12; 11^h a. m.

Zwei freischwimmende, sehr bewegliche Nauplien, der eine von ihnen zeigt den Übergang zum Metanauplius.

Drei Nauplien mit schwachen Lebenszeichen.

Zwei junge Nauplien tot.

21. IV. 12; $\frac{3}{4}8^h$ p. m.

Zwei freischwimmende Nauplien wie am vorigen Tage.

Ein Nauplius mit schwachen Lebenszeichen.

Zwei Nauplien tot.

22. IV. 12; $\frac{3}{4}11^h$ a. m.

Zwei freischwimmende, sehr bewegliche Nauplien, beide mit Anlagen der Oberlippe und den drei Metanaupliusextremitäten.

Ein Nauplius tot.

23. IV. 12; 11^h a. m.

Beide Nauplien lebend.

24. IV. 12; 11^h a. m.

Wie am vorigen Tage.

25. IV. 12; 11^h a. m.

Wie am vorigen Tage.

7^h p. m.

Abdomen schon etwas frei, ebenso die Metanaupliusextremitäten. Panzeranlage bemerkbar.

26. IV. 12; 12^h m.

Beim Reinigen von angeklebtem Schmutz wurde eins der Tiere stark verletzt und daher entfernt. Dieses Exemplar wurde in

noch lebendem Zustande unter dem Mikroskop untersucht. Länge 565 μ, größte Breite 360 μ. Der Panzer ist schon angelegt und schlägt sich hinten in seitlichen Falten auf die Bauchseite, das dritte Extremitätenpaar ist stark zusammengeschrumpft, ragt seitlich nicht mehr hervor und wird zur Mandibel. Die Metanaupliusextremitäten zeigen Spaltung, was besonders deutlich am letzten Paar zu sehen ist. Das Abdomen ragt schon ein wenig frei hervor und ist jederseits mit drei Borsten versehen, von denen die mittlere drei- bis viermal länger als die beiden nebenstehenden kleinen ist. Das Abdomen wird vom Panzer nicht verdeckt. Der Vorderrand des Panzers ist mit Stacheln versehen, der Hinterrand nur mit ganz feinen Zähnchen.

27. IV. 12; 12^h m.

Ein Exemplar lebend, es befindet sich ungefähr auf demselben Stadium wie das am vorigen Tage beschriebene Exemplar. Deutlich ist die paarige Anlage der Unterlippe zu sehen.

28. IV. 12
29. IV. 12
30. IV. 12
1. V. 12 } lebend, ohne sichtbare äußere Veränderungen.

2. V. 12: Abgestorben und in Bouinscher Lösung konserviert.

Kultur Nr. 4.

13. IV. 12; $\frac{1}{2}6^h$ p. m.

Zehn alte Gastrulen.

14. IV. 12; $\frac{1}{2}2^h$ p. m.

Alle zehn Exemplare lebend und weiter entwickelt, mit drei Extremitäten. Bei einem Exemplar waren die Extremitäten ungespalten, bei vier Exemplaren war nur die mittlere Extremität deutlich gespalten, während bei der dritten Extremität die Spaltung kaum angedeutet war (drei von diesen Exemplaren wiesen Defekte auf). Bei den letzten fünf Exemplaren waren schon beide Extremitäten gespalten.

15. IV. 12; $\frac{3}{4}12^h$ a. m.

Acht Exemplare hatten beide Extremitäten gespalten; eins von diesen etwas defekt. Ein Exemplar — Spaltung nur einseitig angefangen. Ein Exemplar verloren.

16. IV. 12; 10^h a. m.

Sechs Exemplare so wie gestern, d. h. beide Extremitäten gespalten, aber noch in der intakten Gallerthülle.

Ein Exemplar — Extremitäten noch nicht ganz frei, aber beweglich, mit Resten der Gallerthülle.

Ein Exemplar — Spaltung nicht sehr vorgeschritten, Extremitäten etwas beweglich, ohne Gallerthülle.

Ein Exemplar — freischwimmender Nauplius.

17. IV. 12; ¼8^h p. m.

Fünf junge Nauplien mit nicht ganz freien, aber beweglichen Extremitäten; zwei ohne, drei mit Rest der Gallerthülle.

Drei Exemplare mit noch anliegenden Extremitäten: zwei ohne, eins mit Rest der Gallerthülle, ein freischwimmender Nauplius.

18. IV. 12; 11^h a. m.

Sieben junge Nauplien, drei ohne, vier mit Rest der Gallerthülle.

Ein junger Nauplius, der schon die Anlage der Metanaupliusextremitäten zeigte, trotzdem aber noch einen Rest der Gallerthülle hatte, den er während der Untersuchung abwarf.

Ein freischwimmender Nauplius.

19. IV. 12; 10^h a. m.

Fünf junge Nauplien — zwei ohne, drei mit Rest der Gallerthülle. Unter letzteren einer mit Anlage der Metanaupliusextremitäten.

Zwei freischwimmende, sehr bewegliche Nauplien. Einer von ihnen mit Anlage von drei Metanaupliusextremitäten und der Oberlippe.

Ein junger Nauplius abgestorben.

Ein Exemplar verloren.

20. IV. 12; ¼12^h a. m.

Drei junge Nauplien — zwei ohne (mit schwachen Lebenszeichen), einer mit Rest der Gallerthülle.

Zwei freischwimmende Nauplien mit Anlage der Oberlippe und der Metanaupliusextremitäten.

Zwei junge Nauplien — einer mit, einer ohne Gallerthülle — abgestorben.

21. IV. 12; 8^h p. m.

Ein junger Nauplius mit Rest der Gallerthülle.

Zwei freischwimmende Nauplien mit Anlage der Oberlippe und der Metanaupliusextremitäten.

Zwei junge Nauplien abgestorben.

22. IV. 12; 11^h a. m.

Ein Nauplius mit Rest der Gallerthülle, die künstlich entfernt wurde. Mit Anlage der Oberlippe und der Metanaupliusextremitäten.

Zwei freischwimmende Nauplien mit Anlage der Oberlippe und der Metanaupliusextremitäten.

23. IV. 12; 11^{h} a. m.

Alle drei lebend, ein Exemplar sehr lebhaft.

24. IV. 12; 11^{h} a. m.

Ein Exemplar scheinbar tot.

Zwei Exemplare mit schwachen Lebenszeichen.

25. IV. 12; 11^{h} a. m.

Ein Exemplar tot.

Zwei Exemplare wie gestern.

½8^{h} p. m.

Zwei lebende Exemplare, Abdomen und Metanaupliusextremitäten frei; Panzeranlage bemerkbar.

26. IV. 12; ¼2^{h} p. m.

Beide Exemplare tot.

Kultur Nr. 6.

13. IV. 12; ¾5^{h} p. m.

Zwei Exemplare mit Extremitätenanlage; zweite und dritte Extremität schon gespalten.

14. IV. 12; ½2^{h} p. m.

Beide lebend, noch in der Gallerthülle, Extremitäten tief gespalten.

½5^{h} p. m.

Ein Exemplar wenig verändert, das andre hatte schon frei abstehende Extremitäten. Beide noch in der Gallerthülle.

15. IV. 12; 12^{h} m.

Ein Exemplar — vordere Extremitäten abstehend und beweglich, Gallerthülle geplatzt, aber noch dranhängend. Mit Defekten, aber lebend.

Ein Exemplar gut entwickelt. Erste Antenne abstehend und stark bewegt. Zweite und dritte Antenne noch etwas anliegend, ab und zu bewegt. Ohne Gallerthülle.

16. IV. 12; 10^{h} a. m.

So wie am vorigen Tage, aber ohne Gallerthülle.

17. IV. 12; ½8^{h} p. m.

Ein Exemplar — die beiden vorderen Extremitäten abstehend und beweglich, die hintere noch anliegend.

Ein Exemplar verloren.

18. IV. 12; ¼12^h a. m.
So wie gestern, liegt am Boden.
19. IV. 12; 4^h p. m.
Abgestorben.

Kultur Nr. 9.

16. IV. 12; ¼12^h a. m.
Zwei Exemplare mit gespaltenen Extremitäten noch in der Gallerthülle.
17. IV. 12; ¾8^h p. m.
Zwei freischwimmende Nauplien.
18. IV. 12; ½12^h a. m.
Zwei freischwimmende, gut entwickelte Nauplien, sehr beweglich.
19. IV. 12; ¼11^h a. m.
Zwei freischwimmende, sehr bewegliche Nauplien, beim Wasserwechsel verloren.

Kultur Nr. 16.

19. IV. 12; 11^h a. m.
Zwei Gastrulen.
20. IV. 12; ¾12^h a. m.
Beide mit anliegenden, gespaltenen Extremitäten, in der Gallerthülle.
21. IV. 12; 8^h p. m.
Zwei freischwimmende, wohl entwickelte Nauplien.
22. IV. 12; ½12^h a. m.
Wie am vorigen Tage.
23. IV. 12; 11^h a. m.
Wie am vorigen Tage, sehr lebhaft.
24. IV. 12; 11^h a. m.
Wie am vorigen Tage.
25. IV. 12; 8^h p. m.
Beide lebend, recht beweglich. Ein Exemplar zeigt Anlage der Metanaupliusextremitäten.
26. IV. 12; ½2^h p. m.
Beide mit Anlage der Metanaupliusextremitäten.
27. IV. 12; 12^h m.
Wie am vorigen Tage, sehr beweglich. Beim Reinigen von anhaftendem Schmutz wurde ein Exemplar etwas verletzt und verlor seine Beweglichkeit.

28. IV. 12; ¼7 h p. m.
Wie am vorigen Tage; beide sehr beweglich. Dritte Extremität noch nicht zur Mandibel geworden.

29. IV. 12; ¾11 h a. m.
Ein Exemplar sehr lebhaft; beim Reinigen wahrscheinlich verletzt, verlor seine Lebhaftigkeit.
Ein Exemplar mit schwachen Lebenszeichen.

30. IV. 12; 11 h a. m.
Ein Exemplar lebend.
Ein Exemplar abgestorben.

1. V. 12; ½12 h a. m.
Ein Exemplar sehr beweglich, drittes Extremitätenpaar zur Mandibel geworden.

2. V. 12; 10 h a. m.
Entwicklung wie am vorigen Tage, sehr beweglich, wurde in Bouinscher Lösung konserviert.

Aus den vorliegenden Kulturprotokollen lassen sich nun einige Daten über die Schnelligkeit und die Art und Weise der Entwicklung entnehmen, die ich durch andre Beobachtungen ergänzen will.

Über die Dauer der ersten Furchungsstadien liegen mir so gut wie gar keine Beobachtungen vor. Im März 1908 fand ich in Villefranche um 8 Uhr morgens ein Ei, das nur vier Blastomeren aufwies. Unter dem Mikroskop ließen sich in jeder Blastomere zwei Strahlungen erkennen, die immer weiter auseinanderrückten, um 8 h 23 m begannen die neuen Furchen aufzutreten und um 8 h 30 m war die Teilung in acht Blastomeren vollendet. Das Ei wurde dann konserviert. Das Durchlaufen der ersten Furchungsstadien wird wohl nicht viel Zeit in Anspruch nehmen. Wir sehen jedenfalls, daß ein Ei von 16 Zellen innerhalb von 24 Stunden sich zu einer alten Gastrula entwickeln kann. Wenn der Übergang von vier zu acht Zellen ungefähr eine halbe Stunde dauert, so wird die Entwicklung eines ungefurchten Eies zu einem solchen von 16 Zellen, auch wenn die ersten Teilungsschritte etwas mehr Zeit in Anspruch nehmen sollten, kaum länger als 3—4 Stunden dauern. Man kann also annehmen, daß ein Ei, das am Morgen abgelegt wurde, am nächsten Tage sich in eine Gastrula umgewandelt hat, die sogar schon Andeutungen der Extremitätenanlagen zeigen kann.

Aus mehreren Beobachtungen geht hervor, daß eine Gastrula sich in einem Tage in einen Embryo verwandeln kann, der drei Extremi-

tätenanlagen zeigt, von denen die zweite und dritte bereits tief gespalten sind. Die Extremitäten treten jederseits alle drei gleichzeitig auf und sind anfangs ungespalten. Die Spaltung der mittleren Extremität, d. h. der zweiten Antenne, tritt zuerst auf, nachher spaltet sich die dritte Extremität. Es beginnt die Loslösung der Extremitäten von den Seiten des Körpers, und zwar von vorne nach hinten.

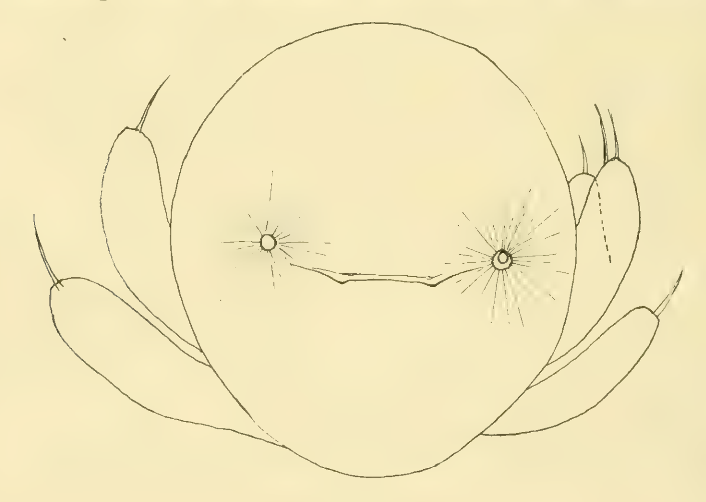
Alle diese Veränderungen gehen noch innerhalb der Gallerthülle vor sich. Durch die stärkeren Bewegungen der frei gewordenen Extremitäten wird schließlich die Gallerthülle zerrissen, und der junge Nauplius mit anfangs fast kugelförmigem Körper schlüpft hervor. Der Zeitpunkt des Abwerfens der Gallerthülle kann wohl variieren, denn ich fand bisweilen Embryonen, deren Extremitäten noch gar nicht ganz frei waren, ohne Hülle. Da die jungen Nauplien, wenn ihre Bewegungen nicht sehr energisch sind, mitunter die Reste der geplatzten Hülle noch einige Zeit mit sich herumschleppen, so kann es ausnahmsweise vorkommen, daß, wie die Beobachtung vom 19. IV. 12, Kultur Nr. 4 zeigt, schon die Anlage der Metanaupliusextremitäten auftritt, bevor sich das junge Tier ganz von dem anhängenden Hüllenrest befreit hat.

Mehrere Beobachtungen zeigen, daß sich am dritten Tage aus dem Ei schon ein freischwimmender Nauplius entwickelt hat. Am fünften Tage tritt am Nauplius die Anlage der drei Metanaupliusextremitäten in Form ganzrandiger, seitlicher Vorwölbungen auf, die anfangs in der Mittellinie nicht zusammenstoßen. Erst wenn sie die Mittellinie erreicht haben, tritt eine Spaltung der letzten Extremität auf. Die Anlage der Oberlippe habe ich am sechsten Tage beobachten können.

Der Nauplius ist natürlich immer an den drei wohlentwickelten Extremitätenpaaren zu erkennen. Die erste und zweite Antenne entspringen dicht beieinander am vorderen Körperende, die Mandibeln, in einem gewissen Abstande von ihnen, am Ende der vorderen Körperhälfte. Ungefähr in gleichem Abstande von den Insertionspunkten sowohl der beiden ersten Antennenpaare wie der Mandibel scheint die Mundöffnung zu liegen. Jedenfalls sieht man auch an gefärbten Exemplaren an dieser Stelle einen hellen Fleck. Tatsächlich ist aber, wie schon erwähnt, eine Öffnung nach außen um diese Zeit noch gar nicht vorhanden, sondern der ganze Körper wird kontinuierlich von der Naupliuslarvenhaut überzogen. Taf. XVII, Fig. 24 zeigt uns einen fast medianen Schnitt ungefähr durch dieses Stadium. Der helle Fleck bei der Aufsicht kommt dadurch zustande, daß die Oberlippe

sich in einer gewissen Entfernung von den neu auftretenden Metanaupliusextremitäten befindet, mit denen sie nur durch ein dünnes Häutchen verbunden ist. Eine Ernährung des Nauplius von außen her kann also überhaupt nicht stattfinden; er ist einzig und allein auf die im Innern aufgespeicherten Dottermassen angewiesen.

Am alten Nauplius lassen sich also Oberlippe und Metanaupliusextremitäten unter der durchsichtigen Bauchhaut deutlich erkennen. Erst wenn die Naupliushaut abgeworfen ist, treten diese Anhänge frei hervor und die Mundöffnung öffnet sich nach außen. Die Öffnung nach innen in den Mitteldarm findet aber erst später statt. Für den Metanauplius ist außer dem Vorhandensein der Oberlippe und



Textfig. 1.
Junger *Nauplius* von der Dorsalseite mit eigentümlichem Rückenorgan (nach dem Leben).

der Metanaupliusextremitäten die Umwandlung der dritten Naupliusextremität, die bis dahin auch zum Schwimmen benutzt wurde, in die Mandibel charakteristisch. Diese Umwandlung findet am 12. oder 13. Tage statt und besteht in einer Krümmung und starken Verkürzung der Extremität. Das Abdomen tritt um diese Zeit schon etwas hervor, und der seitlich auf die Bauchseite geklappte Panzer ist bemerkbar. Am 14. Tage tritt die Unterlippe in Form zweier kleiner Vorwölbungen zwischen Mandibel und erstem Metanaupliusextremitätenpaar auf.

Ich möchte hier eine Beobachtung einschalten, die ich zwar nur einmal gemacht habe, die ich aber doch nicht unerwähnt lassen will. In Villefranche fand ich einen ganz jungen Nauplius, dessen Körper

fast noch kugelförmig war, der auf dem Rücken ein eigentümliches Organ zeigte (Textfig. 1). In der Mitte des Körpers sah man jederseits zwei kreisrunde Vertiefungen, in deren Umgebung die Haut feine, strahlenförmige Falten zeigte, scheinbar hervorgerufen durch den von den Einstülpungen auf die umgebende Haut ausgeübten Zug. Von einer Einstülpung zur andern ging etwas weiter nach vorn eine zweimal leicht gekrümmte Hautfalte. Auch bei freischwimmenden Nauplien ließ sich übrigens eine quer über die Körpermitte verlaufende, nach hinten zu etwas konkave, dorsale Furche deutlich erkennen. Die beiden dorsalen Grübchen waren auch in der Seitenansicht als sackförmige Einsenkungen wahrnehmbar. Weder habe ich auf Schnitten noch in späteren Stadien Spuren dieses Organs wiederfinden können. Wahrscheinlich tritt es nur für kurze Zeit auf und ist in erwachsenem Zustande überhaupt nicht mehr zu finden.

Es ist naheliegend, in diesem Organ ein Homologon der bei verschiedenen Krebsgruppen beschriebenen und in ihrer Bedeutung noch nicht aufgeklärten »Dorsalorgane« zu erblicken. Bullar (7, 1879), der es für *Cymothoa* beschreibt, erwähnt es noch für Amphipoden, *Oniscus*, *Asellus*, *Praniza*, *Cuma*, *Mysis*, ferner für Spinnen und Pentastomiden.

Die Gastrula.

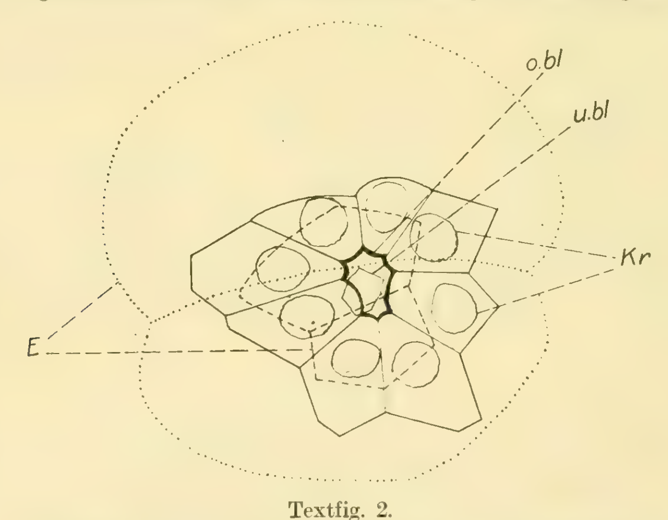
Das letzte Stadium, das ich in meiner früheren Arbeit beschrieben habe, war ein Ei von 122 Zellen. Ich habe alle Zellen solch eines Eies genau gezeichnet und ihre Grenzen zu den Nachbarzellen festgestellt. Eine Ansicht des vegetativen Pols habe ich auf S. 456 gegeben. Weiterhin ist die Genealogie jeder einzelnen Zelle nicht mehr verfolgt worden, sondern es wurde nur das Schicksal ganzer Zellgruppen und der äußeren und inneren Veränderungen am Ei studiert.

Ich glaube annehmen zu dürfen, daß noch zum mindesten eine Teilung erfolgt, ohne daß die beiden *E*-Zellen daran teilnehmen, daß also ein Stadium von 242 Zellen durchlaufen wird. Zeichnungen dieses Stadiums habe ich aber nicht herstellen können, weil die Zellen schon zu klein waren, um eine genaue Individualisierung zu ermöglichen.

Im Frühjahr 1912 beobachtete ich in Norwegen eine lebende Gastrula, an der ich folgendes konstatieren konnte. Die Zahl der Zellen war mindestens 122, wahrscheinlich aber schon das doppelte, oder richtiger 242 (Textfig. 2). Bei hoher Einstellung war der noch offene Gastrulamund (*o.bl.*) zu erkennen, der sich beim Niederführen des Tubus allmählich verengerte (*u.bl.*). Um die obere Öffnung sah

man die acht großen Kerne der Kranzzellen (*Kr.*), deren Konturen auch ziemlich genau festgestellt werden konnten. In einer bestimmten Tiefe erkannte man sehr deutlich das obere Ende der beiden Entodermzellen (*E*), die hier nicht viel größer als gewöhnliche Zellen sind. Ihre Grenzfläche steht quer zur Längsrichtung der oberen Gastrulaöffnung. Stellte man den Tubus dagegen auf den Äquator des Eies ein, so ließen sich die riesenhaften Dimensionen dieser beiden Zellen ganz genau erkennen, desgleichen, daß sie von ungleicher Größe waren.

In allen bisher beschriebenen Stadien ist eine Orientierung des nicht eingeschmolzenen Eies verhältnismäßig leicht möglich. Die



Textfig. 2.

Ansicht des vegetativen Poles eines Eies von 122 (oder 242) Zellen. Zeichenapparat. Nach dem Leben. *o.bl*, obere Blastoporusöffnung; *u.bl*, untere Blastoporusöffnung; *Kr*, Kranzzellen; *E*, Entodermzellen.

Handhabe dazu bietet erstens die verschiedene Größe der Zellen am vegetativen und am animalen Eipol. Dazu kommt eine immer mehr zunehmende Phasendifferenz der vegetativen und animalen Zellen, so daß erstere noch im Ruhestadium sein können, während die letzteren sich schon in weit vorgerücktem Stadium der Teilung befinden. Auf diese Weise kann man die vegetativ-animale Achse ziemlich leicht erkennen. Zweitens läßt sich durch die Lage der beiden großen *E*-Zellen, bzw. schon ihrer Mutterzelle, eine sagittale Symmetrieebene feststellen. Die Grenzfläche zwischen diesen beiden Zellen steht nämlich senkrecht zu genannter Ebene. Treten dann noch die beiden Mesenchymzellen und ihre Nachkommen deutlich hervor, so ist diese Ebene noch bestimmter festgelegt. Was andres ist es aber, wenn

bei weiterem Fortschreiten der Gastrulation und infolge erneuter Zellteilungen die Zahl der Zellen sich bedeutend vermehrt, ihre Größe gleichzeitig abnimmt, so daß ein Unterschied zwischen den Zellen des vegetativen und animalen Pols kaum mehr wahrgenommen werden kann. Sind dann die *E*-Zellen endgiltig in der Tiefe verschwunden und hat sich der Gastrulamund über ihnen vollständig geschlossen, so tritt ein Stadium ein, wo es kaum gelingt, irgendeinen Punkt des



Textfig. 3.
Ansicht des vegetativen Poles einer Gastrula; nach einem gefärbten und aufgehellten Präparat.
Ms, Mesenchymzellen; *bl*, Blastoporus.

Eies mit Sicherheit zu identifizieren. Das Ei ist dann äußerlich von überraschender Regelmäßigkeit, hat scheinbar eine vollkommene Kugelgestalt, die höchstens an der Stelle des geschlossenen Urmundes eine leichte Einsenkung zeigt. An der Oberfläche des Eies sieht man dicht gedrängt Kern neben Kern, meist in langen, regelmäßigen Reihen, wie Taf. XV, Fig. 1 zeigt. Doch läßt sich auch hier bei genauer Untersuchung des in Glycerin aufgehellten Eies in der Nähe des geschlossenen Urmundes eine Stelle finden, die einen gewissen Anhalts-

punkt zur Orientierung bietet. Man erkennt hier nämlich einige Kerne, die erstens durch ihre Größe auffallen und zweitens dadurch, daß sie in größeren Abständen voneinander liegen, wie die übrigen Kerne. Es lassen sich um diese Kerne herum auch Zellgrenzen wahrnehmen, was sonst nirgends am Ei der Fall ist. Man sieht also, daß es sich hier um größere Zellen handelt (Textfig. 3). Ferner läßt sich unschwer innerhalb dieser Zellgruppe eine gewisse Symmetrie, ein Rechts und Links erkennen. Die einzigen Zellen aber, die bei der jungen Gastrula von 122 Zellen in der Nähe des Urmundes durch ihre Größe, ihren langsamen Teilungsschritt und ihre symmetrische Lage auffielen, waren die Mesenchymzellen. Die Symmetrieebene müßte ein Ei von 62 Zellen so teilen, daß jede Hälfte eine Mesenchymzelle mitbekommt; im 122. Zellenstadium würden jederseits je zwei Mesenchymzellen vorhanden sein (vgl. hierzu die Textfig. 4 und 6 auf S. 452 und 456 meiner früheren Arbeit). Ich kann daher wohl mit Sicherheit annehmen, daß die Gruppe großer Zellen in der Nähe des Urmundes einer älteren Gastrula aus Abkömmlingen der beiden Mesenchymzellen besteht. Nur haben sich hier, wie aus der Textfigur ersichtlich ist, die Zellen wieder geteilt, und zwar durch eine äquatoriale Teilungsebene. Links auf dem Bilde ist gerade eine Zelle in solch einer Teilung begriffen. Die Figur zeigt uns aber noch etwas anderes, zwei große Kerne sind vom Rande der Nachbarzellen etwas überlagert. Es macht den Eindruck, als ob die einen Zellen etwas über die andern geschoben würden, die infolgedessen in die Tiefe gedrückt werden. Tatsächlich ist dieses, wie ich noch zeigen werde, auch der Fall. Die Partie der großen Mesenchymzellen sieht beim aufgehellten Ei etwas dunkler und undurchsichtiger aus als die Umgebung. Dieses führe ich auf die bedeutende Ansammlung von Plasma in diesen Zellen zurück, was sich auf Schnitten deutlich erkennen läßt.

Von einer Schnittserie, die besonders gut gelungen war, und die eine überraschende Symmetrie der links und rechts gelegenen Zellgruppen zeigte, habe ich alle Schnitte aufs genaueste gezeichnet, um ein möglichst klares Bild von dem Innern des Eies zu gewinnen. Es war natürlich nicht möglich, die ganze Bilderserie hier zur Abbildung zu bringen, doch wird auch die Reihe der Fig. 2, 3, 10, 5, 6, Taf. XV (die in der ganzen Schnittserie von 1—32 die Nummern 2, 3, 14, 22, 25 repräsentieren) das Verständnis erleichtern. Einer andern Gastrula, auf demselben Stadium und ziemlich in derselben Richtung geschnitten, entstammt der Schnitt Taf. XV, Fig. 7.

Die auffallend symmetrische Verteilung der Zellen weist darauf

hin, daß die Schnittrichtung zwar ziemlich senkrecht zur Symmetrieebene steht, nicht aber parallel oder senkrecht zur vegetativ-animalen Achse. Die großen Kerne auf Taf. XV, Fig. 2, 3, 7 *Ms* gehören zu den Mesenchymzellen, die in der Nähe des Urmundes liegen und Nachkommen der beiden Urmesenchymzellen M_1 und M_2 sind. Die Schnitte Fig. 2 und 3 folgen aufeinander. Der Schnitt Fig. 7, der ja von einem andern Präparat stammt, zeigt besonders schön die symmetrische Gruppierung der großen Kerne und den noch nicht völlig geschlossenen Urmund. Fig. 3 und 7 stellen beiden den dritten Schnitt der betr. Präparate dar: die Mesenchymzellen sind also schon ein wenig unter die Oberfläche gesunken. In den Schnitten 12—15 desselben Präparates trifft man im Innern des Eies den auffallend großen Kern einer Zelle. Im 12. und 15. Schnitt ist der Kern nur angeschnitten, in den dazwischenliegenden Schnitten voll getroffen. Der erste von diesen Schnitten ist auf Taf. XV, Fig. 10 abgebildet. Man müßte erwarten, es handele sich hier um den Kern einer der beiden großen *E*-Zellen. Das Merkwürdige ist aber, daß nur eine dieser Zellen nachzuweisen ist. Die sorgfältigste Vergleichung der Schnitte führte mich immer nur zu dem Resultat, daß es sich in den vier aufeinanderfolgenden Schnitten um ein und denselben Kern handele. Es bleibt dann nur die eine Erklärung, daß die eine der Zellen schon in mehrere Entodermzellen geringerer Größe zerfallen ist. Taf. XV, Fig. 5 *e* (Schnitt 22) zeigt uns tatsächlich solche Entodermzellen, die sich von den umgebenden Mesodermzellen, den Abkömmlingen der Kranzzellen, durch ihre Größe etwas unterscheiden.

Ich möchte hier gleich vorgreifend bemerken, daß das Schicksal der beiden *E*-Zellen nicht dasselbe ist. Während die eine ausschließlich Entoderm liefert, stellt die andre die Urgenitalzelle dar (die aber vielleicht auch etwas zum Entoderm beisteuert), wie ich weiter unten genauer darlegen werde.

In den Schnitten 12—19 (z. B. Fig. 10 *msd.*) desselben Präparates findet man am oberen Rande noch einige Kerne, die sich durch ihre Größe und Struktur von den Nachbarkernen des Blastoderms unterscheiden. Sie liegen den Mesenchymzellen gegenüber auf der andern Seite des Urmundes, aber auch symmetrisch zur Sagittalebene. Es ist möglich, daß auch sie bei der Gastrulation zur Mesodermbildung herangezogen werden.

Die Schnitte 24—26 zeigen wieder das Auftreten und Verschwinden einer Zellgruppe, die sich durch die Größe ihrer Kerne auszeichnet.

Es sind die vier großen Kerne, die in Taf. XV, Fig. 6 *msd.* sichtbar sind und auffallenderweise außerhalb der centralen Entodermmasse gelagert scheinen. Ob man es hier trotz der Lage mit Entodermzellen zu tun hat, wofür die Größe der Kerne spricht, oder ob hier Mesoderm vorliegt, das mit den in Fig. 10 am oberen Rande abgebildeten Zellen genetisch in Zusammenhang steht, ist schwer zu entscheiden. Ich neige mehr zur letzteren Ansicht, obgleich ich den erwähnten Zusammenhang nicht mit Sicherheit nachweisen konnte.

Taf. XV, Fig. 4 *Ms*, ein Schnitt durch eine Gastrula, zeigt wieder die Einwanderung von Mesenchymzellen. Ähnliche Bilder erhält man auch von älteren Stadien, an denen schon die Anlage der Extremitäten sichtbar ist. Einer sagittal geführten Schnittserie durch solch ein Ei entstammt der Schnitt Taf. XV, Fig. 9, der genau durch die Mittellinie geht und auf dem wieder zwei große Kerne (*G*) sichtbar sind, die durch Teilung aus der Urgenitalzelle entstanden sind. Bevor ich aber zu der Besprechung dieses etwas älteren Stadiums übergehe, will ich noch einiges über Fig. 8, die einen Schnitt durch eine Gastrula darstellt, bemerken. Der Schnitt geht durch den fast geschlossenen Gastrulamund (*bl*), von dem sich eine Protoplasmamasse mit einigen Kernen bis in die Mitte des Eies erstreckt. Hier findet sich ein großer Kern (*E*), zu der einen *E*-Zelle gehörig, während der andre einige Schnitte weiter auftritt. Wir sehen ferner im Innern zerstreut einige Kerne verschiedener Größe, die teils Entoderm, teils Mesoderm vorstellen mögen. Rechts vom Blastoporus erkennen wir im Blastoderm eine Plasmamasse mit zwei großen Kernen (*Ms*), die sich in das Innere des Eies einsenkt. Unzweifelhaft gehören diese Kerne zu der mehrfach erwähnten Mesenchymzellengruppe.

Der vegetative Eipol wird jedenfalls zum Hinterende der Larve, wobei sich der Blastoporus vollkommen schließt und der After neu angelegt wird. Bei *Moina* (GROBBEN 13, 1879) soll die definitive Mundöffnung an dem Orte entstehen, wo sich der Gastrulamund schließt. Bei *Mysis* (BERGH 1, 1892) dagegen hat der Blastoporus »weder zum Munde noch zum After irgendwelche Beziehung, seine Lage ist in der Nähe des künftigen Afters; dieser aber entsteht weit später, lange nachdem der Blastoporus vollkommen unkenntlich geworden ist« (S. 437).

Im Stadium von 32—122 Zellen liegen die beiden *E*-Zellen in der Mittellinie, so daß ein Sagittalschnitt beide Kerne trifft. Die Grenzfläche zwischen E_1 und E_2 steht senkrecht zur Mittelebene und parallel der vegetativ-animalen Achse. Beim Zerschneiden des Eies parallel

zur Grenzfläche kommen die Kerne der *E*-Zellen auf verschiedene Schnitte. Die Mesenchymzellen und ihre Abkömmlinge bezeichnen die ventrale Urmundlippe und die Ventralseite des Embryo.

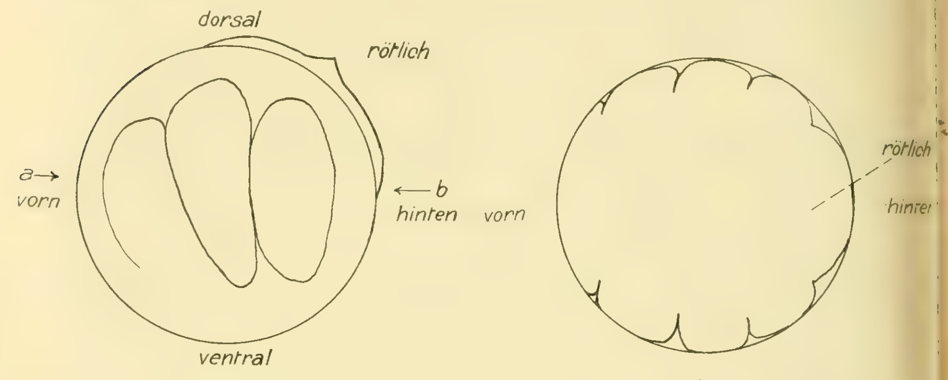
Taf. XV, Fig. 11 stellt eine Kombination von vier aufeinanderfolgenden Schnitten dar, die dadurch gewonnen wurde, daß vier durchsichtige Zeichnungen aufeinandergelegt und durchkopiert wurden. Diese Kombination ist von Wichtigkeit, weil an ihr sich gut zeigen läßt, daß in einer Gastrula, in der die beiden Riesenkerne (*G*) vorhanden sind, die meiner Meinung nach zu den Genitalzellen gehören, auch noch reichlich Entoderm (*e*) vertreten ist, das sich durch Größe, Beschaffenheit und Lage seiner Kerne scharf von den es umgebenden Mesodermelementen (*msd.*) unterscheidet. Die großen Kerne am oberen Rande der Zeichnung gehören wahrscheinlich zur Mesenchymgruppenzelle (*Ms.*). Sie liegen nicht, wie es die Zeichnung darstellt, unter dem Blastoderm, sondern nehmen Teil an der Bildung des Blastoderms. Weil sie aber am Rande eines kleineren Schnittes lagen, macht es auf der kombinierten Zeichnung den Eindruck, als ob sie im Innern des Eies lägen.

Von großer Wichtigkeit und äußerst instruktiv ist Fig. 12. Man sieht beim Vergleich mit Fig. 11, daß es sich hier fast um dasselbe Stadium und dieselbe Schnittrichtung handelt. Nur ist dieses Ei einen kleinen Schritt in der Entwicklung vorgeschritten, denn alle Entodermzellen und die beiden Genitalzellen (*G*), die in Fig. 11 noch in Ruhe sind, befinden sich hier in vollster Teilung. Dieses Präparat ist besonders wertvoll, weil es äußerst selten ist, daß man alle Entodermzellen in Teilung findet. Ein glücklicher Zufall ist es außerdem, daß die Schnittrichtung fast dieselbe ist wie in Fig. 11, so daß ein Vergleich ohne weiteres möglich ist. Man erkennt, daß die Kombinationsfig. 11 ziemlich genau der Wirklichkeit entspricht, und fast alles, was dort aus vier Schnitten kombiniert dargestellt wurde, ist hier auf einem Schnitt zu sehen. Ohne weiteres läßt sich an der Lage und der Größe der Kernplatte erkennen, daß auch die beiden großen Genitalzellen in Teilung sind. Die Kernplatte der andern Genitalzelle findet man zwei Schnitte weiter.

Von dem Auftreten der Extremitäten bis zum freischwimmenden Nauplius.

Während dieser ganzen Zeit sind das Ei und der junge Embryo noch von der durchsichtigen Gallertmasse umgeben. Das Ei selbst ist auch fast vollkommen durchsichtig. Die Extremitäten treten in

Form dreier länglicher Vorwölbungen seitlich hervor. Die Textfig. 4 bis 7 zeigen uns solch einen Embryo in vier verschiedenen Lagen: von der Seite, in dorsaler und ventraler Ansicht und von hinten. Durch das Auftreten der Extremitäten ist ohne weiteres ein Rechts und Links am Embryo zu erkennen. Bedeutend schwieriger ist die Feststellung

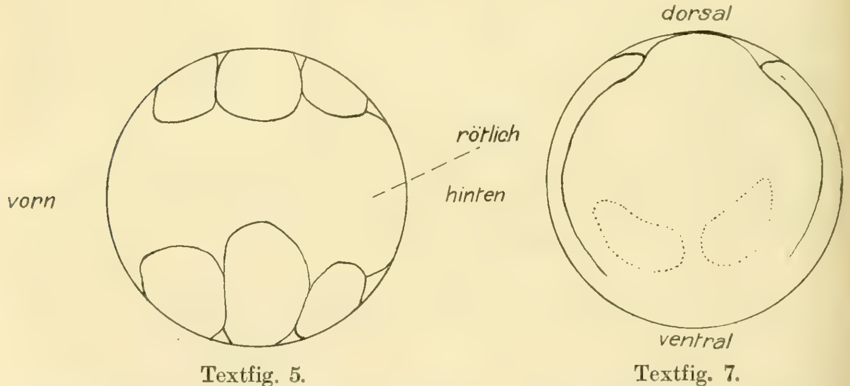


Textfig. 4.

Ei mit Extremitätenanlage von der Seite.

Textfig. 6.

Dasselbe Ei um 90° nach unten gedreht. Ventralseite.



Textfig. 5.

Dasselbe Ei um 90° um die Längsachse nach oben gedreht. Dorsalseite.

Textfig. 7.

Mesenchymzellengruppe. Dasselbe Ei von Fig. 6 (von hinten aus gesehen).

des Vorder- und Hinterendes, der Dorsal- und Ventralseite. Der Urmund ist um diese Zeit vollkommen geschlossen, und die Extremitäten lassen noch nicht erkennen, welche von ihnen zur ersten Antenne wird. Später tritt eine Spaltung zweier nebeneinanderliegender Extremitätenanlagen an einem Ende auf und es läßt sich dann erkennen, welche von den drei Extremitäten zur ungespaltenen ersten Antenne wird und damit das vordere Ende des Embryo bezeichnet. So lange

man nun die weitere Entwicklung der Extremitäten und ihre Loslösung vom Körper noch nicht beobachtet hat, ist auch jetzt das Erkennen von Rücken- und Bauchseite nicht ohne weiteres möglich. Es ist naheliegend, anzunehmen — wie ich es auch anfangs tat —, daß das gespaltene Ende der Extremitäten, das sich ja allmählich vom Körper abhebt, zur Bauchseite gekehrt ist, während die Anheftungsstelle der Extremitäten die Rückenfläche bezeichnet. Merkwürdigerweise ist das gerade umgekehrt. Dasselbe beobachtet BIGELOW (3, 1902) bei *Lepas*, wo die Abschnürung der Extremitäten mit dem dorsalen, distalen Ende beginnt und fortschreitet, bis endlich die Extremitäten nur an der Ventralseite befestigt sind. Wenn sich nun die Extremitäten von den Seiten des Körpers abgelöst haben, so klappen sie nicht ohne weiteres zur Bauchseite hinunter, sondern vollziehen eine Drehung, durch welche sie erst teilweise nach hinten gerichtet sind. Schließlich kommen sie in die Ebene der flachen Bauchseite zu liegen, wobei die erste Antenne ganz nach vorn, die zweite Antenne und die Mandibel zur Seite gerichtet sind. Der junge Embryo ist anfangs fast kugelig, und der Rücken behält noch lange seine kugelige, vorgewölbte Gestalt. An jungen Embryonen, wie sie hier abgebildet sind, gelingt es aber trotz der genannten Schwierigkeiten bei genauem Beobachten sich einigermaßen über die Lage des zukünftigen Tieres zu orientieren. Die fast vollkommen durchsichtigen Eier zeigen nämlich an einer Stelle eine zarte, rötliche Färbung. Nun beobachtet man dasselbe auch am Hinterende des ganz jungen Nauplius, wie schon METSCHNIKOFF hervorhebt. Die rötliche Färbung läßt also auch bei ungespaltenen Extremitäten das Hinterende erkennen.

An aufgehellten Eiern läßt sich am Hinterende etwas ventral und jederseits von dem nunmehr geschlossenen Urmund eine Gruppe von größeren Zellkernen erkennen. Auch auf Präparaten sind diese Zellgruppen ohne weiteres wiederzuerkennen, wie aus den Fig. 13 und 14 (*Ms*) ersichtlich. Die Schnittrichtung ist senkrecht zur Längsachse des Embryo. Abgesehen von ihrer Größe fallen die Kerne durch ihre schwache Tingierbarkeit und durch den Besitz von ein oder zwei großen Nucleolen auf. Diese Zellgruppe stellt natürlich nichts anderes dar als die schon mehrfach erwähnten Abkömmlinge der großen Mesenchymzellen. In Fig. 13, einem Querschnitt durch das Hinterende, finden wir aber noch etwas anderes: zwei große Kerne (*G*), die in der Mitte des Schnittes und genau in der Sagittalebene liegen. Diese Kerne haben ihrer Lage und Struktur nach nichts mit den Mesenchymzellen zu tun, und wir werden

sie daher als die Kerne der beide großen Genitalzellen ansprechen müssen.

In beiden Präparaten findet man mehr in der Mitte des Embryos reichlich Entodermzellen, die durch ihre größeren Kerne leicht von dem Mesoderm unterschieden werden können. Man sieht auch, besonders deutlich in Fig. 17 *ex.a*, daß die Loslösung der Extremitäten vom Körper von der Dorsalseite beginnt. In Fig. 18 *msd* ist nahe der Dorsalseite eine Zellgruppe mit größeren Kernen zu bemerken. Auch im andern Präparat, dem Fig. 17 entstammt, waren diese Kerne vorhanden. Die dorsale Lage dieser Zellen entspricht ziemlich gut der Lage der großen Mesodermkerne, die in Fig. 6, Taf. XV abgebildet waren. Denkt man sich die letzteren durch Teilung vermehrt, so erhält man ein Bild, das ziemlich gut mit Fig. 18 übereinstimmt. Über das spätere Schicksal dieser Zellgruppe kann ich nichts Bestimmtes sagen. Es könnte sein, daß sie die Anlage der späteren dorsoventralen Extremitätenmuskeln ist. Jedenfalls findet man beim jungen Nauplius in dieser Gegend in den noch jungen Muskelfasern große, langgestreckte Kerne. Die in meiner früheren Arbeit (S. 460) ausgesprochene Vermutung, die dorsoventrale Muskulatur stamme von den Mesenchymzellen M_1 und M_2, würde eine Stütze erhalten, wenn es möglich wäre, einen Zusammenhang zwischen beiden Zellgruppen nachzuweisen, was mir fürs erste aber nicht gelungen ist.

Ich habe es vorgezogen, die Schilderung der von mir beobachteten Vorgänge nicht durch Literaturzitate und Erörterungen zu unterbrechen, um ein einheitliches Tatsachenbild zu geben. In folgendem will ich nun die Literatur, so weit sich Vergleichspunkte ergeben, heranziehen. Da ich schon früher einen Teil der Arbeiten in bezug auf Furchung, Gastrulation und Anlage der Keimblätter besprochen habe, werde ich jetzt nur einiges nachzuholen haben.

Urbanowitsch (35, 1885) findet bei der Furchung der Cyclopiden eine in der Mitte gelegene Zelle, die er als »innere« bezeichnet. Eine Zelle des Blastoderms, die sich durch ihre Größe auszeichnet, wandert nun ein, teilt sich, und von diesen beiden Zellen soll durch weitere »Knospung« das Entoderm abstammen. Die Zellen des Blastoderms sind hoch cylindrisch geworden und von den verdickten inneren Enden dieser Zellen sollen die Mesodermzellen abstammen. Einige dieser Zellen erinnern durch ihre Form und ihre Dotterarmut an die früher erwähnte große, »innere« Zelle, obgleich Autor letztere nicht zum Mesoderm rechnen will. Bei einem Embryo mit Extremitätenanlage beobachtet er auf Längsschnitten und an durchsichtig

gemachten Exemplaren auf der Bauchseite nahe am Hinterende zwei große, symmetrisch gelagerte Zellen, die jedenfalls den von GROBBEN bei *Cetochilus* beobachteten Urmesodermzellen entsprechen und die auch der Autor für Mutterzellen des secundären Mesoderms ansieht. Autor hält es für wahrscheinlich, daß sie entodermalen Ursprunges sind und wirft die Frage auf, ob sie nicht von den beiden früher erwähnten großen Zellen abstammen könnten, die, nachdem sie Entoderm durch Knospung geliefert haben, als Mutterzellen des Mesoblasts nachgeblieben wären. Bei jüngeren und älteren Nauplien lassen sich auf der Ventralseite zu beiden Seiten des Rectum große, rundliche Zellen beobachten, die von den Urmesodermzellen abstammen und das secundäre Mesoderm liefern.

Vorgänge, die sehr an die Gastrulation der Euphausiden erinnern, beobachtete SCHIMKEWITSCH in seinen Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte parasitischer Copepoden (31, 32, 1893, a und b; 33, 1896). »Bei *Chondracanthus merlucci* beginnt die Gastrulation mit der Einsenkung zweier mehr oder minder symmetrisch liegender Zellen in das Blastocöl, was an horizontalen Schnitten zu sehen ist.« (33, S. 346). Diese Zellen würden meinen Zellen E_1 und E_2 entsprechen. — Allmählich folgen noch drei andre Zellenpaare, so daß im ganzen schließlich vier Zellenpaare im Blastocöl liegen. »Darauf senken sich die Zellen ein, welche den Blastoporus von den Seiten und von hinten umgeben . . .« »Diese Zellen umgeben in der Gestalt eines unvollständigen Ringes von hinten und von den Seiten die paarweise angeordneten größeren Zellen. Es senken sich, wie es scheint, nicht eine, sondern mehrere von den Zellreihen ein, die den Blastoporus umgeben . . .« (S. 346). — Entweder entsprechen diese Zellen den »Kranzzellen« der Euphausiden und ihren Abkömmlingen oder den Mesenchymzellen. Caryokinetische Figuren hat SCHIMKEWITSCH weder in diesen Zellen noch in den Centralzellen beobachten können. — Man sieht daraus, daß Teilungsstadien dieser Zellen sehr selten sind, und daß ich meine Fig. 12, Taf. XV nur einem glücklichen Zufall verdanke. — Die centralen Zellen stellen nach SCHIMKEWITSCH das Entoderm, der sie umgebende peripherische Ring das Mesoderm dar, was ja vollkommen meiner Auffassung der Vorgänge bei den Euphausiden entspricht. Interessant ist die Fig. 23 in der zitierten Arbeit. Sie stellt einen Horizontalschnitt durch das Gastrulastadium von *Chondracanthus gibbosus* mit dem Beginn der Mesodermbildung dar. Die Verhältnisse sind hier so ähnlich wie bei den Euphausiden, daß die Figur ebenso gut einen Schnitt durch ein Euphausidenei darstellen

könnte, wie aus einem Vergleich mit meiner Fig. 12 zu ersehen ist.

Bei *Notopterophorus gibber* und *papilio* verläuft, nach demselben Autor, die Gastrulation in sehr ähnlicher Weise, nur mit dem Unterschiede, daß bei *Chondracanthus* sich zur Entodermbildung zwei Reihen der Blastulazellen einsenken, bei *Notopterophorus* dagegen nur ein Zellenpaar, das sich erst im Dotter zu teilen beginnt. »Im ersten Falle haben wir eine Invagination oder einen Fall der Faltenbildung; die zweite Art kann als teloblastische Entwicklungsweise bezeichnet werden« (S. 353, 1896).

Manche überraschende Ähnlichkeit bei der Furchung und Keimblätterbildung ergibt sich beim Vergleich der Euphausidenentwicklung mit der Entwicklung der Cirripedien nach den Untersuchungen von Lang (21, 1878), Groom (15, 1895) und Bigelow (2, 1896, 3, 1902).

Lang findet auf dem zweiten Zellenstadium eine große, dotterhaltige Entodermzelle und eine kaum halb so große Ectodermzelle. Letztere teilt sich, und ihre Derivate umwachsen die Entodermzelle, so daß eine Amphigastrula entsteht. »Nachdem der Urmund geschlossen und die Ectodermzellen in einschichtiger Lage sich überall über dem Nahrungsdotter ausbreiten, teilt sich auch dieser senkrecht auf die Längsachse des Eies in zwei Entodermzellen« (S. 672). Später teilt sich das Entoderm in acht bis zehn Zellen, die sich in zwei Längsreihen anordnen.

Auch Groom beobachtet, daß die große Dotterzelle erst nach Schluß des Blastoporus, d. h. nachdem sie vollkommen vom Blastoderm umwachsen ist, sich teilt. — Wenn die Art der Gastrulation in diesen Fällen auch von der der Euphausiden abweicht, so sind die Resultate aber doch dieselben.

Die größte Ähnlichkeit mit der Euphausidenentwicklung bietet aber die Entwicklung von *Lepas*, auf die ich nach den eingehenden Untersuchungen von Bigelow etwas genauer eingehen will.

Die Furchung ist auch eine totale und inäquale und es wird wie bei den Euphausiden ein Stadium von 2, 4, 8, 16, 32, 62 und 122 Zellen durchlaufen. Im 8-Zellenstadium ist eine große Mesentoblastzelle ($d^{1.1}$) vorhanden. Dasselbe finde ich im Euphausidenei, wo die große Zelle d^2 das zukünftige Ento- und Mesoderm enthält. In beiden Fällen tritt nun beim Übergang in das 16-Zellenstadium eine endgiltige Trennung der Entoderm- und der Mesodermzelle ein. Bei *Lepas* sind

es die Zellen $d^{5.1}$ (»entoblast«) und $d^{5.2}$ (»primary mesoblast«), bei meinem Material die Zellen $d^{2.2} = E$ (Urentodermzelle incl. Genitalzellen) und $d^{2.1}$ (Mesodermzelle). Schon frühzeitig macht sich eine Verzögerung bei der Teilung der durch Dotterreichtum ausgezeichneten Meso-Entoblastzelle ($d^{4.1}$ [BIGELOW] = d^2 [TAUBE]) bemerkbar und tritt besonders deutlich beim Übergang zu 32 Zellen auf, wo vorübergehend ein Stadium von 30 Zellen beobachtet wird. BIGELOWS Fig. 51 entspricht daher der Fig. 15 meiner früheren Arbeit. Ein Unterschied zeigt sich nur darin, daß die Entoblastzelle bei *Lepas* sich noch langsamer teilt als bei den Euphausiden. Sie ist die letzte Zelle, die beim fünften Teilungsschritt sich zur Furchung anschickt, was man übrigens auch von den Euphausiden sagen kann. Gewöhnlich teilt sie sich erst zu einer Zeit, wo die Blastodermzellen sich zur nächsten (sechsten) Teilung anschicken. Bisweilen aber erfolgt die Teilung der Entoblastzelle fast gleichzeitig mit der sechsten Teilung der Blastodermzellen. Die Furchungsspindel liegt fast senkrecht zur Sagittalebene, also umgekehrt wie bei den Euphausiden, wo sie parallel zur Mittellinie steht. Bei diesen teilt sich die Urentodermzelle beim fünften Teilungsschritt, zwar auch als letzte, die Teilung wird aber schon hier ganz zu Ende geführt, so daß das Ei aus 32 Zellen besteht, bei denen die Kerne alle im Ruhestadium sind.

Der Blastoporus ist um diese Zeit bei *Lepas* gefüllt mit dem protoplasmatischen Ende des Dotterentoblasten und wird umgrenzt von den beiden primären Mesoblasten und vier Mesectoblasten. Beim Übergang in das 62-Zellenstadium versinken die beiden primären Mesoblasten ins Innere des Eies und teilen sich verspätet. Die vier Zellen, welche den übrigen Urmundrand bilden, teilen sich mit radiär und schräg nach innen gerichteten Spindeln. Auch das trifft mutatis mutandis für die Euphausiden zu: die acht Kranzzellen, die im 62-Zellenstadium den Blastoporus umgeben, liefern ja auch Beiträge zum Mesoderm (nicht zum Entoderm, wie ich früher annahm) und tragen zum Teil zur Ectodermbildung bei. Alle übrigen Zellen des Blastoderms sind hier wie dort rein ectodermal.

Ein Unterschied im Verhalten der Mesoblastzellen ist bei *Lepas* und den Euphausiden darin zu konstatieren, daß bei ersterem die beiden primären Mesoblastzellen reinen Mesoblastcharakter tragen, während die entsprechenden Zellen der Euphausiden erst je eine »Kranzzelle« abzuteilen haben, die ja ihrerseits wieder Mesoderm und Ectoderm liefern. Die »primären Mesoblastzellen« bei *Lepas* entsprechen den »Mesenchymzellen« der Euphausiden, während das »secundäre

Mesoblast« dem von den Kranzzellen gelieferten Mesoderm gleichkommt.

Das Naupliusstadium.

Wie schon früher geschildert, verläßt der junge Embryo die Gallerthülle zu einer Zeit, wo der Körper noch ziemlich kugelförmig ist. Bald findet eine geringe Streckung des Körpers, der jetzt im Umrisse eiförmig wird, und eine Abflachung der Bauchseite statt. Dieses Stadium — vom Verlassen der Eihülle bis zur Ausbildung des freischwimmenden Nauplius — wird jedenfalls ziemlich rasch durchlaufen, denn auch in den Fängen, wo zahlreiche Nauplien, Metanauplien und auch noch Gastrulen zu finden sind, findet man nur vereinzelt dieses Übergangsstadium.

Das Naupliusstadium zeigt während des größten Teils seiner Dauer nur äußerlich wenig Verschiedenheiten, und es fällt schwer, einen eintägigen Nauplius von einem mehrere Tage alten zu unterscheiden. Erst wenn die Metanaupliusextremitäten durch die Larvenhaut schon durchscheinen, kann man auch äußerlich einen älteren Nauplius erkennen. Während außen geringe Veränderungen vor sich gehen, findet im Innern naturgemäß ein reges Wachstum statt, und Schnitte durch Tiere vom Anfang oder vom Ende der Naupliuszeit sehen daher sehr verschieden aus. Diese Verschiedenheiten sind so beträchtlich, daß es mir anfangs schwer fiel, mich in der Fülle der Erscheinungen zurechtzufinden, da Dutzende Präparate von scheinbar demselben Stadium stets neue Bilder lieferten. Man vergleiche z. B. die Fig. 16*a* und *b* (Taf. XVI) mit 21*a* und *b* (Taf. XVI), um zu sehen, wie verschieden Längsschnitte durch das Naupliusstadium aussehen können. Erst nach großer Mühe gelang es mir schließlich Gesetzmäßigkeiten zu erkennen und gewisse Phasen zu unterscheiden. Genau genommen kann die Zahl der Phasen während des Naupliusstadiums eine beliebig große sein, denn jede Stunde verändert das innere Aussehen des Tieres. Es wird aber genügen, wenn ich innerhalb des Naupliusstadiums drei Phasen unterscheide, die ich als Nauplius I, II und III bezeichnen will. Diese Stadien sind selbstverständlich rein konventionell und stellen in keiner Weise irgendeinen tiefer greifenden Einschnitt in der Entwicklung des Nauplius dar. Das Merkmal, nach dem ich diese Einteilung treffe, ist die mehr oder weniger starke Entwicklung der Bauchseite. Ein Vergleich der Fig. 21*a* und *b*, 22 (Taf. XVI) und 16*a* und *b* (Taf. XVI) werden die Unterschiede am besten verständlich machen.

Nauplius I.

Wie erinnerlich, war der Höhepunkt des Gastrulastadiums charakterisiert durch ein aus wunderschönen Zellreihen und vollkommen gleich großen Kernen gebildetes Blastoderm. Die Regelmäßigkeit der Kernanordnung schwindet schon vor dem Auftreten der Extremitätenanlagen, so daß man an diesem Merkmal stets das relative Alter einer Gastrula bestimmen kann. Trotzdem bleibt aber noch während der Extremitätenanlage eine gewisse Gleichmäßigkeit in der Ausbildung des Ectoderms gewahrt, wie die Fig. 17 und 18 zeigen. Nur noch kurze Zeit läßt sich während des jüngsten Naupliusstadiums diese einigermaßen gleichmäßige Ausbildung des Ectoderms verfolgen.

Die weitere Entwicklung wird charakterisiert durch die beginnende stärkere Ausbildung des Ectoderms auf der Bauchseite. Die Fig. 21 (Taf. XVI), 23 und 30 (Taf. XVII) lassen den Unterschied in der Ausbildung des Ectoderms der Dorsal- und Ventralseite deutlich zutage treten. Die Vorgänge auf dem Rücken beschränken sich nämlich auf eine Dehnung der Rückenhaut fast ohne Zellvermehrung und die spätere Anlage des Panzers. An der Ausbildung irgendwelcher Organe von Wichtigkeit ist das dorsale Ectoderm nicht beteiligt. Anders die Bauchseite. Hier ist nicht nur der Platz der regsten Zellenvermehrung, es kommt hier zur Anlage der Ganglienkette, und durch die Ausbildung der Mundwerkzeuge und Metanaupliusextremitäten wird das Aussehen des jungen Tieres mit jeder Neubildung immer mehr verändert.

Die Fig. 21 (Taf. XVI) und 23 (Taf. XVII) zeigen, daß der Rücken des jungen Nauplius nur von einer dünnen Cuticula mit zerstreut darunterliegenden Kernen bedeckt ist. Die Cuticula ist so durchsichtig, daß sowohl vom Rücken wie von der Seite die durchscheinenden Extremitätenmuskeln gesehen werden können, und zwar im lebenden und im gefärbten Zustande. Das Hinterende der Bauchseite ist von einem richtigen Epithel mit großen, dichtgedrängten Kernen bedeckt. Am vorderen Ende dieser Zellreihe, ungefähr in der Mitte des Körpers, findet sich eine leichte Einsenkung und davor ein kleiner Höcker. Der Höcker wächst später zur Oberlippe aus, die Einsenkung ist die Mundbucht.

Die Querschnitte durch das Hinterende solch eines Stadiums (Taf. XVI, Fig. 19 und 20) zeigen ebenso deutlich den Unterschied in der Ausbildung der Dorso- und Ventralseite. Auf der Bauchseite

eine zusammenhängende Schicht von Zellen, ohne bestimmte Zellgrenzen, mit großen Kernen — auf dem Rücken nur vereinzelte Kerne, meist fast ohne Protoplasma. Während die widerstandsfähige Bauchseite auch nach der Konservierung gleichmäßig gewölbt bleibt, schrumpft die dünne und nachgibige Rückenseite gewöhnlich ein und bildet Falten. Noch immer findet bisweilen eine überraschende Gleichmäßigkeit in der Ausbildung der linken und rechten Körperhälfte statt, auf die schon früher hingewiesen wurde.

Der Querschnitt Fig. 19, ganz in der Nähe des Hinterendes, zeigt jederseits von der Mittellinie eine kleine Zellgruppe (*fcb*), die mit dem Ectoderm in Zusammenhang stehend sich in das Innere erstreckt. Auf Längsschnitten (Taf. XVII, Fig. 30*b*, *fcb*) sieht man jederseits von der Mittellinie eine entsprechende Einbuchtung des Ectoderms am Hinterende. Die eingesenkten Zellen liefern wahrscheinlich die großen Furcalborsten, die in diesem Alter auftreten.

Von sonstigen ektodermalen Bildungen, die um diese Zeit auftreten, wären zu nennen das Stomodäum, das Proctodäum und die Anlage des Gehirns. Das Stomodäum ist noch sehr wenig ausgebildet; selten gelingt es, ein Präparat zu bekommen, wie Taf. XVI, Fig. 21 *st*, in dem das Stomodäum schon als feiner, haarförmiger Spalt auftritt. Meist läßt sich nur ein scheinbar solider Zellenstrang bemerken, den man beim Nauplius II wiederfindet. Deutlicher ist das Proctodäum zu erkennen, das in Form einer soliden Zelleinwucherung auftritt, wie z. B. in Taf. XVI, Fig. 15 *pr*. Die Fig. 21*a* und *b* (Taf. XVI) ist besonders instruktiv, weil hier auf einem Schnitt sowohl Stomodäum wie Proctodäum getroffen sind.

Das Gehirn tritt in Form einer noch wenig scharf umschriebenen Zellenmasse von Gestalt eines X auf, dessen beide oberen Schenkel ein wenig nach vorne geneigt sind. Schnitte durch die Mittellinie treffen daher nur den Kreuzungspunkt der beiden Schenkel in Form einer sehr unregelmäßigen Zellenanhäufung. Schnitte seitlich von der Mittellinie, wie in Fig. 30*a*, Taf. XVII, *crb*, gehen durch die centrale Zellenmasse und das Ende des Schenkels.

Mesoderm ist reichlich vorhanden, als ursprüngliches und als umgewandeltes, in Form von Muskulatur. Die Muskeln sind alle dorsal befestigt und ziehen sich schräg nach vorne und unten in die Extremitäten hinein. An den Muskelzügen sind große, längliche Kerne sichtbar. Das noch nicht umgewandelte Mesoderm befindet sich auf der Ventralseite, als lockere Zellmasse in Form eines V mit nach hinten gerichteter Spitze. Die Schenkel des V stoßen hinten

nicht immer ganz zusammen, so daß ein Sagittalschnitt nicht immer Mesodermzellen zu treffen braucht. Schnitte seitlich von der Mittellinie treffen dann die Schenkel des V, wie in Taf. XVII, Fig. 30*b msd* zu sehen ist. Am Hinterende des Nauplius liegen aber auch die Abkömmlinge der Genitalzellen, und zwar an der Spitze der V-förmigen Mesodermzellenmasse. Auf Querschnitten trifft man daher hier eine kleine Zellengruppe mit auffallend großen Kernen (Taf. XVI, Fig. 20 *g*). Verfolgt man die Schnittserie weiter nach vorne, so teilt sich die Gruppe in zwei seitlich gelegene, d. h. die Schnitte gehen jetzt durch die beiden Schenkel des V. Da beide Arten Zellen im Hinterende sich wenig voneinander unterscheiden, so läßt sich natürlich keine genaue Grenze zwischen ihnen ziehen. Die auffallend großen, in Teilung begriffenen Kerne in Taf. XVI, Fig. 15 *g* werden wohl sicher zu den Genitalzellen gezählt werden müssen.

Es entsteht nun die Frage, ob das hier auftretende Mesoderm auf die beiden Mesenchymzellen oder auf die Kranzzellen zurückzuführen ist, d. h. ob es dem primären oder secundären Mesoderm im Sinne Bigelows entspricht. Bigelow sagt (S. 109), daß es ihm bei *Lepas* schon nach dem 62-Zellenstadium nicht mehr möglich war, die beiden Mesodermarten zu unterscheiden. Obgleich für die Euphausiden bis weit in das Gastrulastadium eine Unterscheidung noch immer sehr gut möglich ist, fehlen aber beim Nauplius sichere Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser Frage. Zwar liegen hier die großen Mesenchymzellen ventral vom Blastoporus, und die noch später zu besprechenden Mesodermteloblasten, die erst im älteren Nauplius- und Metanaupliusstadium deutlich auftreten, liegen ventral vom Proctodäum, doch, da sich ja der Blastoporus vollkommen schließt und es nicht bewiesen werden kann, daß die Einstülpung des Proctodäums genau an derselben Stelle erfolgt, so kann natürlich nicht ohne weiteres an eine Identifizierung der beiden Zellgruppen gedacht werden. Immerhin ist nicht zu verkennen, daß die Möglichkeit dazu recht nahe liegt.

Das Entoderm zeigt beim Nauplius I noch in keiner Weise irgendeine gesetzmäßige Anordnung, sondern liegt in Form unregelmäßig hier und da verteilter Kerne hauptsächlich in den hinteren zwei Dritteln des Körpers zerstreut. Es lassen sich zwei Arten von Entodermzellen unterscheiden. Die einen mit großen und blassen Kernen, die später am Aufbau des Darmes teilnehmen, die andern mit kleinen, intensiv gefärbten Kernen. Bei scharfer Einstellung erkennt man, daß sie mit winzigen, schwarzen Körnchen vollgepfropft sind. Die

zweierlei Kerne des Entoderms sind eine häufige Erscheinung. Die Zellen mit den dunkeln kleinen Kernen sind Vitellophagen, denen die Beseitigung des Dotters zufällt. Der ganze Embryo ist nämlich noch immer vollkommen mit Dotter angefüllt, der in zahlreichen kleinen und wenig größeren Brocken zwischen allen Geweben zu finden ist. Oft sieht man den Kern eines Vitellophagen inmitten eines größeren Dotterstückes von blaß gelblicher Farbe, während die geringe Protoplasmamasse der Zelle sich nur durch ein schwaches Annehmen der Farbe des Kernes bemerkbar macht, z. B. Taf. XVI, Fig. 21 *vtl* (die Farbe des Dotters ist in Wirklichkeit nicht so intensiv gelb, wie auf meinen Zeichnungen der Deutlichkeit wegen dargestellt). Das Aufsaugen des Dotters geschieht übrigens nicht nur von seiten der Vitellophagen, sondern in den beiden älteren Naupliusstadien und auch noch beim Metanauplius findet eine rege Aufnahme von Dotter durch die Darmzellen statt, auf die später noch näher eingegangen werden wird.

Nauplius II.

Dieses Stadium wird charakterisiert durch die stärkere Ausbildung der Bauchseite, was bei einem Vergleich des Längsschnittes (Taf. XVI, Fig. 22) und der Querschnitte (Taf. XVII, Fig. 28 und 29) mit den entsprechenden Bildern des vorhergehenden Stadiums ohne weiteres in die Augen fällt. Die Vorgänge auf der Bauchseite beziehen sich auf die Anlage der Metanaupliusextremitäten und der Ganglienkette. Die metanauplialen Extremitäten treten in der Zahl drei jederseits von der Mittellinie als flache, breite Höcker auf, wobei die gegenüberliegenden anfangs durch einen breiten Zwischenraum getrennt sind. Die Fig. 25—27 stellen Schnitte durch dieses Stadium dar; der Schnitt Fig. 25 liegt am nächsten dem Hinterende, die andern folgen mehr nach vorn in einem Abstande von fünf bzw. acht Schnitten. An allen Figuren sieht man deutlich die beginnende Einfaltung des Ectoderms.

Die drei Bilder geben gleichzeitig eine klare Vorstellung von der Verteilung des Mesoderms, das in die Metanaupliusextremitäten gelangt. Wie erinnerlich, lag im vorigen Stadium das Mesoderm auf der Ventralseite in Form einer V-förmigen Zellenmasse. Dieselbe Form läßt sich auch hier erkennen, nur daß das Mesoderm an Masse zugenommen hat. Der hinterste Schnitt, Fig. 25 *msd*, zeigt einen einheitlichen, ziemlich breiten Zellenkomplex, in Fig. 26 *msd*, d. h. weiter nach vorne, sehen wir zwei getrennte Zellenmassen, die, je weiter nach vorne, immer mehr auseinanderrücken (Fig. 27 *msd*).

Das Stomodäum ist schwer zu finden, weil es als scheinbar solider Zellenstrang nur wenig zwischen den Zellen der Umgebung auffällt. Meist ist jedoch an der Stelle, wo der Strang an die Cuticula ansetzt, d. h. an der Stelle der späteren Mundöffnung, eine leichte Einkerbung zu sehen (in Fig. 22 übrigens nicht sehr deutlich, besser jedoch auf den Nachbarschnitten). Das Proctodäum stellt eine sehr deutliche Einstülpung des Ectoderms dar, die aber noch kein freies Lumen aufweist.

Die Ganglienkette entsteht aus dem Gebiet, das zwischen den Enden der Metanaupliusextremitäten in der Mittellinie liegt. Auf Querschnitten läßt sich eine Gliederung in zwei Längsstränge unterscheiden (Taf. XVII, Fig. 29 *GlK*), die bald wie im Bilde getrennt, bald dicht nebeneinander verlaufen.

Das Gehirn ist bedeutend stärker entwickelt. Die beiden oberen, nach vorne geneigten Schenkel der früher erwähnten X-förmigen Zellenmasse treten an der Oberfläche ganz nahe zusammen, so daß zwischen ihnen nur ein schmaler Spalt bleibt, und das Gehirn aus zwei Hemisphären zu bestehen scheint. Etwas weiter nach hinten vereinigen sich die beiden Hälften in der Mitte, während die Enden der Schenkel weiter auseinandertreten, und so die X-Form wieder deutlich wird, wie Fig. 31, Taf. XVII, ein Querschnitt durch diese Gegend, zeigt.

Große Veränderungen sind unterdessen auch in der Anordnung der Entodermzellen vor sich gegangen. Die Vitellophagen sind verschwunden, und die übrigen Entodermzellen umschließen mehr oder weniger vollkommen einen Hohlraum, das Darmlumen. Der Dotter außerhalb und innerhalb des Darmes ist von verschiedener Beschaffenheit. Außerhalb, also in der Leibeshöhle, hat er seine frühere Form zahlreicher kleiner Brocken von unregelmäßiger Gestalt behalten. Im Innern des Darmes tritt er in Gestalt größerer Klumpen und Schollen auf, die, wie es scheint, alle von den Zellen des Darmepithels umfaßt werden. Ich wies schon früher darauf hin, daß die Dotterresorption nicht nur von den Vitellophagen aus stattfindet, sondern daß auch die übrigen Entodermzellen daran teilnehmen. Man kann diesen Vorgang auf Längs- und Querschnitten sehr schön verfolgen. Es scheint, daß die verschiedenen Darmbezirke den Dotter aus verschiedenen Quellen beziehen: die Zellen des Daches und der Seiten des hinteren sowie der seitlichen Teile des mittleren Darmabschnittes resorbieren hauptsächlich die kleinen Dotterbrocken der Leibeshöhle, während die Zellen des übrigen Darmes mit ihren langen und äußerst

feinen Protoplasmaausläufern die großen Dotterschollen im Innern des Darmes umschließen (Taf. XVI, Fig. 22 und Taf. XVII, Fig. 29).

Durch das Studium zahlreicher Schnitte durch Nauplien habe ich den Eindruck gewonnen, als ob die Umgrenzung des Mitteldarmes dorsal, in der Nähe des Proctodäums seinen Anfang nimmt. Schon beim Nauplius I findet man ab und zu in der Gegend größere Kerne, die ich für Entodermzellen halte, die schon ihren definitiven Platz im zukünftigen Darmepithel eingenommen haben, z. B. die beiden Entodermkerne in Taf. XVI, Fig. 21 *b*, *c*. Viel deutlicher tritt dieses beim Nauplius II zutage, wo in dieser Gegend die Entodermzellen epithelartige Lagerung eingenommen haben, auch wenn von einer Umgrenzung des übrigen Darmlumens noch kaum die Rede sein kann. Dieses Epithel des hinteren Abschnittes ist in Taf. XVI, Fig. 22 *dd* sehr deutlich zu sehen.

Die beiden Horizontalschnitte Fig. 35 u. 36 (Taf. XVII u. XVIII) werden übrigens diese Verhältnisse noch besser erläutern. Fig. 35 liegt mehr ventral, Fig. 36 einige Schnitte weiter dorsal. Auf dem ersten Bilde sehen wir, daß die Entodermkerne am Hinterende in einem Halbkreis stehen (*dd*), in Wirklichkeit also die dorsale Wand einer halben Röhre bilden (man darf hierbei natürlich nicht vergessen, daß der Darm kein gerades Rohr bildet, sondern in seinem hinteren Abschnitt ventralwärts gekrümmt ist). Weiter nach vorn findet sich keine Spur einer epithelartigen Anordnung. Auf dem andern Horizontalschnitt (Fig. 36), der ja weiter dorsal liegt, sehen wir, daß sich die epithelartige Anordnung der Entodermkerne viel weiter nach vorne erstreckt. Das Halbrohr (*dd*) hat sich also bedeutend erweitert und umfaßt das Darmlumen zum Teil auch schon seitlich. Auf beiden Schnitten sehen wir den fein zerteilten Dotter außerhalb und die großen Dotterschollen im Innern des Darmes.

Fig. 35 *st* zeigt übrigens noch, daß auch auf diesem Stadium das Stomodäum ein feines Lumen aufweisen kann.

Nauplius III.

Rege Zellenvermehrung und innere Ausgestaltung charakterisieren diese letzte Etappe vor dem Metanaupliusstadium, während der Besitz von drei Paar Extremitäten die Larve äußerlich noch immer als Nauplius erkennen läßt. Doch findet schon eine allmähliche Verkürzung des dritten Extremitätenpaares statt, und an der Bauchseite treten die zukünftigen Metanaupliusextremitäten immer deutlicher hervor. Auf Längs- und Querschnitten überrascht die kolossale Aus-

bildung der Bauchseite, die manchmal fast die Hälfte des Schnittes einnimmt. Hervorgerufen wird das durch zwei Umstände, erstens durch die starke Entwicklung der Ganglienkette und zweitens dadurch, daß die Metanaupliusextremitäten jetzt in der Mittellinie ganz zusammenstoßen. Dieses Aneinanderlegen geschieht so fest, daß selbst auf Querschnitten lange Zeit keine Grenzlinie zwischen den Extremitätenenden zu finden ist. Die einzige Andeutung besteht darin, daß in der Mittellinie gewöhnlich zwei parallele Reihen von Kernen zu finden sind, die jederseits die Kante der Extremität bezeichnen (Taf. XVII, Fig. 32 *m.ex.a.*). Erst kurz vor dem Übergang zum Metanauplius findet eine Trennung der Extremitäten statt, die dann auch auf Querschnitten leicht wahrgenommen werden kann.

Die Ganglienkette zeigt jetzt nicht nur eine Gliederung in zwei Längsstränge, sondern auch in Ganglienknoten. Das Gehirn hat bedeutend an Größe zugenommen und bildet auf medianen Längsschnitten eine kompakte, ovale Zellmasse, die den ganzen Raum vor dem Schlunde einnimmt. Auf Querschnitten erkennt man noch undeutlich die Gestalt eines X mit kurzen und dicken Schenkeln. Der Längsschnitt Taf. XVI, Fig. 16 *f* zeigt vor dem Schlunde die quergeschnittene Fasermasse der Schlundcommissur, die, wenige Schnitte seitlich, im Längsschnitt jederseits vom Schlunde wiederzufinden ist. Dementsprechend findet man auf Querschnitten durch die Schlundgegend jederseits einen quer durchschnittenen Faserzug (Taf. XVII, Fig. 33 *f*), die sich weiter nach vorne zu einem hufeisenförmigen Strange vereinigen.

Stomodäum und Proctodäum sind gut ausgebildet und auf Längsschnitten besonders deutlich zu sehen (Taf. XVI, Fig. 16 *st*, *pr*). Beide stehen mit dem Mitteldarm noch nicht in Verbindung. Das Schlundrohr steigt erst nach oben und schräg nach vorne, um dann unter stumpfem Winkel nach hinten umzubiegen. Das Ende des Schlundrohres besitzt eine stark verdickte Wand. Das Schlundrohr setzt sich nicht an das vordere Ende des Mitteldarmes an, sondern dieser ragt noch mit einem breiten Zipfel über das Stomodäum hinaus. Daher kommt es, daß man jetzt und auch später auf Querschnitten durch diese Gegend zwei durchschnittene Röhren übereinander sieht, wie z. B. in Taf. XVIII, Fig. 37 *d*, *st* eines späteren Stadiums.

Das Proctodäum steigt senkrecht auf und steht zur Längsrichtung des Mitteldarmes im rechten Winkel. Querschnitte in der Nähe des Hinterendes geben daher einen Längsschnitt durch das Proctodäum (Taf. XVIII, Fig. 38 *pr*). Von sonstigen Vorgängen im Ecto-

derm wäre noch zu erwähnen, daß die Anlage des Panzers stattfindet. Über dem Ende des Mitteldarmes sieht man eine Einfaltung des Ectoderms, die sich bald vergrößert (Taf. XVI, Fig. 16*b* *th.p.*, Taf. XVII, Fig. 34 *th.p.*). Hier findet zuerst die Loslösung des Panzers statt.

Im dritten Naupliusstadium finden wir nun eine Stelle, an der wir mit aller wünschenswerten Deutlichkeit die Vermehrung von Mesoderm und wahrscheinlich auch von Ectoderm für längere Zeit beobachten können. Diese Stelle liegt im letzten, hintersten Winkel der Leibeshöhle, ventral vom Proctodäum. Wir finden dort z. B. in Fig. 16*b* *MT* zwei Kerne, von denen der eine die Nachbarkerne um ein Mehrfaches an Größe übertrifft. Diese Zellen sind nichts anderes als Teloblasten. Das Auftreten einer Knospungszone an dieser Stelle ist ja bei Krebsen eine häufige Erscheinung. In unserm Falle handelt es sich um eine ganze Querreihe solcher großer Kerne, wie uns Taf. XVIII, Fig. 39 *MT* zeigt. Daß diese Teloblasten nicht nur ventral vom Darm auftreten, sondern das Proctodäum auch seitlich umfassen, zeigt uns Taf. XVIII, Fig. 38 *MT*, wo wir zu beiden Seiten des angeschnittenen Enddarmes je eine Zelle mit sehr großem Kerne erblicken, während seitlich die Zellen in Teilung begriffen sind. Da mir noch besseres Beweismaterial für die Teloblastennatur dieser Zellen im nächsten Stadium zur Verfügung steht, komme ich später noch einmal darauf zurück.

Es sei hier noch erwähnt, daß der Dorsalseite des hinteren Abschnittes des Mitteldarmes sich vereinzelte Mesodermzellen mit dunkleren Kernen anlagern, die den Beginn der mesodermalen Umkleidung des Darmes, der Splanchnopleura, darstellen (Taf. XVI, Fig. 16*b* *spl*).

Auch mit dem Mitteldarm sind im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium starke Veränderungen vor sich gegangen, die sich hauptsächlich darin äußern, daß er eine fester umschriebene Form angenommen und den Dotter allseitig umschlossen hat. Außerdem findet eine Verengerung des Lumens, hauptsächlich in seinen hinteren Partien, statt. Im vorigen Stadium beschrieb ich, daß die Ausbildung des Mitteldarmepithels seinen Anfang auf der Dorsalseite des hinteren Abschnittes nahm. Auch jetzt ist in dieser Gegend die Ausbildung des Epithels am weitesten vorgeschritten, und so gewähren der hintere und der vordere Abschnitt des Mitteldarms einen durchaus verschiedenen Anblick (Taf. XVI, Fig. 16). Das Dach des hinteren Abschnittes ist jetzt von einem tatsächlichen Epithel bedeckt, das sich dadurch auszeichnet, daß jede Zelle eine nach außen gekehrte, mit Dotter gefüllte Vacuole enthält. Vergleichen wir damit die entspre-

chende Gegend des vorigen Stadiums (Taf. XVI, Fig. 22). Die Zellen besitzen dort feine Protoplasmaausläufer, die sich in die mit Dotterkörnchen erfüllte Leibeshöhle erstrecken. Hier dagegen finden wir in der Leibeshöhle überhaupt keinen Dotter mehr, sondern nur noch in den Darmepithelzellen. Er wurde von den Zellen aufgenommen, die auf seine Kosten wachsen und ihn verdauen. Je älter die Zellen werden, desto kleiner werden die Dottervacuolen und schwinden schließlich ganz, und zwar zuerst am Ende des Mitteldarms. Als Erläuterung hierzu diene Taf. XVIII, Fig. 40 *dd*, die einen Schnitt durch den Darm eines Metanauplius darstellt.

Nur Querschnitte durch das hinterste Ende des Mitteldarmes zeigen im Durchschnitt ein Rohr, das allseitig von den gleichen, je eine Dottervacuole enthaltenden Zellen umschlossen ist (Taf. XVIII, Fig. 39 *d*). Weiter nach vorne ändert sich das Bild vollkommen: in seiner ganzen vorderen Hälfte und ventral bis fast nach hinten ist der Mitteldarm nur von vereinzelten, weit voneinander abstehenden Zellen umschlossen. Die Zellen besitzen große Kerne, von wenig Protoplasma umgeben, das in feinen Strängen entweder die einheitliche centrale Dottermasse durchzieht oder, wie im vorhergehenden Stadium (Taf. XVII, Fig. 29), mit dünnen, pseudopodienartigen Ausläufern große Dotterschollen umklammert (Taf. XVII, Fig. 32). Die Form der Dotterschollen weist eine entfernte Ähnlichkeit mit den secundären Dotterpyramiden auf, wie sie REICHENBACH für *Astacus* beschreibt.

An der Ventralseite des vorderen Endes des Mitteldarmes finden wir zwischen dem Ende des Stomodäums und dem Gehirn in einer einheitlichen Protoplasmamasse eine Gruppe von Kernen, die sich von den Kernen der übrigen Darmepithelzellen ein wenig unterscheiden. Es handelt sich hier um die Anlage der Leber, die hier zum erstenmal auftritt. Noch deutlicher finden wir diese Anlage auf Querschnitten durch die Gegend des Stomodäums (Taf. XVII, Fig. 33 *La*). Man sieht, daß hier die Leberzellen den Boden des Darmrohres bilden. Beim Metanauplius sind aus dieser Anlage zwei nach vorne gerichtete schlauchartige Divertikel geworden, die die direkte Fortsetzung des Mitteldarms über das Stomodäum hinaus darstellen.

Der Metanauplius.

Der Metanauplius ist schon bei Lupenvergrößerung leicht an dem Besitz von nur zwei Extremitätenpaaren zu erkennen: das dritte Extremitätenpaar des Nauplius ist scheinbar verschwunden: es ist

zur Mandibel geworden. Unter dem Mikroskop erkennen wir das Auftreten von drei Paar Metanaupliusextremitäten und hinter den Mandibeln ein Paar kleiner Höcker als Anlage der Unterlippe. Auf einem Horizontalschnitt, Taf. XVIII, Fig. 41, sieht man diese charakteristischen Veränderungen der Bauchseite beim Eintritt in das Metanaupliusstadium. Am Vorderende des Schnittes finden wir die große Oberlippe (*o.l.*), während hinten das ventralwärts gekrümmte Abdomen quer durchschnitten ist. Eine andre Eigentümlichkeit dieses Stadiums ist der durchsichtige Panzer, der die vorderen zwei Drittel des Tieres umhüllt. Das Abdomen ist noch kurz, beginnt aber gerade während dieser Periode sich stark zu strecken: es finden hier rege Wachstumsvorgänge der oben erwähnten Knospungszone statt.

Schon im Naupliusstadium wies ich auf das Vorhandensein von Teloblasten am Abdomen hin. Hier tritt diese Erscheinung noch viel deutlicher zu Tage. Ich wurde darauf aufmerksam gemacht durch den Horizontalschnitt Fig. 41, wo man auf der Ventralseite des quer durchschnittenen Abdomens eine Reihe großer Kerne sieht (*ET*). In der Mittellinie liegt nach innen zu noch eine zweite Reihe, in diesem Falle nur aus zwei Kernen bestehend (*MT*). Wir haben es hier nun jedenfalls mit Teloblasten des Ecto- und Mesoderms zu tun. Auf Längsschnitten finden wir dieselbe Zellgruppe am Ende des Abdomens im ventralen Winkel der Leibeshöhle wieder (Taf. XVIII, Fig. 42 *MT*). Noch besser erkennt man mitunter die Teloblastennatur dieser Zellen auf den mehr seitlich gelegenen Schnitten, z. B. Fig. 43, 44, 45. Man sieht hier, von den großen Teloblastenkernen ausgehend, eine ganze Reihe von kleineren Kernen sich nach vorne erstrecken, die an ihrer flachen Form erkennen lassen, daß hier ein infolge reger Zellvermehrung hervorgerufener Druck herrscht. In Fig. 46 *MT* findet sich einer der großen Teloblasten im Stadium der Tochterplatten. Fig. 43 zeigt uns zwei Zellreihen. Die eine von ihnen bildet das Epithel der Ventralseite, ist also Ectoderm (*ET*). Sowohl die reihenartige Anordnung der Kerne, als auch die Größe des Kernes an dem einen Ende der Reihe sprechen dafür, daß die Bildung der Zellen von Teloblasten ausgeht, die mithin also auch im Ectoderm auftreten. Die mesodermalen Teloblasten treten übrigens nicht nur ventral, sondern auch seitlich vom Darm auf, indem sie ihn in einem Bogen umspannen. Fig. 44 zeigt uns einen Schnitt, der seitlich vom Proctodäum geführt worden ist und die reihenförmige Anordnung der Kerne besonders schön erkennen läßt.

In den meisten Fällen zeigen die Kerne der Teloblasten und der noch nahe bei ihnen liegenden Zellen ein oder zwei große Kernkörperchen.

Eine abdominale Knospungszone ist schon oft bei Krebsen beobachtet worden. REICHENBACH (27, 1888) beschreibt bei *Astacus* an der vorderen Thoracoabdominalpartie eine quergestellte, mehrreihige Zone großkerniger Zellen, welche die erste Spur einer Knospungszone ist, aus der die auf das Mandibelsegment folgenden Segmente allmählich hervorsprossen. In Fig. 73 stellt REICHENBACH einen Medianschnitt durch das Naupliusstadium dar. Die Knospungszone im Thoracoabdomen ist hier besonders deutlich zu sehen. Die Abbildung ist vergleichbar mit meinen Fig. 42, 43, 45, bzw. mit etwas jüngeren Stadien.

BERGH (1, 1893) beobachtet Urzellen des Ecto- und Mesoderms bei *Mysis*, und ebenso WAGNER (36, 1896) bei *Neomysis*. »Ihre Reihe zieht sich quer durch die Schwanzverdickung. Es sind dieses große Zellen, die sich hauptsächlich durch ihren Kern und dadurch unterscheiden, daß sie sich mit ihren inneren Enden tiefer in den Dotter einsenken als die umgebenden Zellen. Im Vergleich mit den anderen sind ihre Kerne riesig; sie haben ein scharf ausgeprägtes blasiges Aussehen, fast unfärbbare Kernsubstanz und außerordentlich deutlich konturierte ein oder zwei (seltener mehr) runde Kernkörperchen«. WAGNERS Fig. 15 entspricht meinen Bildern 42 und 43.

Bei *Nebalia* findet ROBINSON (29, 1906) im Stadium D (der Embryo hat außer den Naupliusextremitäten zwei Paar Maxillen und Rudimente der ersten drei Paare von Thoracalextremitäten) in Schnitten durch das Hinterende, gleich hinter dem Anus zwei sehr große Zellen, wie sie auch schon im Naupliusstadium zu sehen waren. In späteren Stadien konnten diese Zellen nicht weiter verfolgt werden. ROBINSON deutet diese Zellen ganz richtig als Teil einer Knospungszone, wie sie REICHENBACH und BERGH beschrieben haben. ROBINSONS Fig. 42 und 43 ähneln überraschend den entsprechenden Schnitten meines Objektes (Taf. XVIII, Fig. 38 und 39).

Die Form des Gehirns studiert man am besten auf Querschnitten. Die ersten Schnitte durch das Vorderende des Tieres zeigen die Gliederung des Gehirns in eine rechte und linke Ganglienmasse, die jederseits in eine dorsale und ventrale Partie zerfallen. Innerhalb der beiden dorsalen Zellenmassen treten sehr bald querdurchschnittene Fasern auf, die ein paar Schnitte weiter in einen hufeisenförmigen Strang mit langen, dorsalwärts gerichteten Schenkeln übergehen. Die dor-

salen Zellenmassen sind die Ganglia optica, der hufeisenförmige Strang — die Fasern des Tractus opticus. Auf solchen Schnitten hat der Querschnitt durch das Gehirn wieder die schon früher erwähnte X-förmige Gestalt. Der Hohlraum unter der Gehirnmasse ist ein eigentümlich gestalteter, nach vorne sich erstreckender Divertikel der Leibeshöhle, der auch auf Längsschnitten zu sehen ist. Wieder einige Schnitte weiter sehen wir den Hohlraum verschwinden, an dessen Stelle die voluminöse Oberlippe tritt (Taf. XVIII, Fig. 49 *ol*). Hier treffen wir auch das der Länge nach ausgeschnittene Stomodäum (*st*). Die Fasermasse des Gehirns ist wieder getrennt und liegt zu beiden Seiten des Schlundes (*schl.com.*). Es ist dieses die quergeschnittene Schlundcommissur. Hinter dem Schlunde vereinigen sich die Stränge wieder, und wenn man eine ganze Schnittserie durchmustert, so findet man sie bald getrennt, bald vereinigt, entsprechend dem Bau einer Ganglienkette (Taf. XVIII, Fig. 47, 48, 51, Taf. XIX, Fig. 52, 55). Einen solchen Zusammenschluß der Fasermassen konnte ich an vier bis fünf Stellen zählen, die also den Ganglienknoten entsprechen würden. Ich glaube, daß sich eine bestimmte Zahl immer nur für ein Individuum feststellen läßt. Das Metanaupliusstadium ist ja, ebenso wie die vorhergehenden Stadien, nichts Stationäres, denn im Innern des Tieres finden beständig Umwandlungen statt. So erhält die Ganglienkette neuen Zuwachs von der abdominalen Knospungszone aus, in deren Nähe jeweilig die jüngsten Ganglien liegen, in denen die Fasermasse noch gar nicht zur Ausbildung gekommen ist.

Zu einer ganz bedeutenden Entwicklung haben es um diese Zeit die Nervenzellen der Ganglienkette gebracht, so daß auf Längs- und Querschnitten das am meisten in die Augen Fallende die kompakte Masse der Ganglienzellen ist. Auf Längsschnitten (Taf. XVIII, Fig. 42 *Glk*) sieht man gewöhnlich fünf bis sechs deutlich gesonderte Ganglien, die in der Längsrichtung dicht zusammengedrängt sind. Das letzte Ganglion, das ganz nahe der abdominalen Knospungszone liegt, ist je nach dem Alter des Metanauplius verschieden stark entwickelt und eine Faserung konnte in ihm nicht nachgewiesen werden.

Quer- und Horizontalschnitte zeigen, daß auch in der Querrichtung eine Gliederung der Ganglien stattgefunden hat, so daß man eigentlich schon von zwei Längsstämmen der Ganglienkette sprechen kann. Schon bei der Beschreibung der Fasermasse wurde auf diese Quergliederung hingewiesen, die sich in einem bald getrennten, bald vereinigten Auftreten der beiden Stränge bemerkbar machte. Viel deutlicher tritt die Quergliederung bei Betrachtung der Ganglienkette

auf Quer- und Horizontalschnitten zutage, wobei auf Querschnitten nicht immer eine Gliederung der Nervenzellenmasse einem getrennten Verlauf der Faserstränge entspricht und umgekehrt. So zeigt in Taf. XIX, Fig. 55 die Ganglienzellenmasse eine deutliche Teilung in zwei Hälften, während die Fasermassen sich gerade vereinigt haben, und in Fig. 56 sehen wir einen dicken, einheitlichen Nervenzellenstrang, in dem die Faserstränge aber getrennt laufen. Natürlich muß, im Grunde genommen, die Zahl der Verschmelzungen der Faserstränge der Zahl der Ganglien entsprechen, nur wird das richtige Bild ein wenig durch die Art der Ausbildung der gesamten Ganglienkette und im vorderen Abschnitt durch die Nachbarschaft andrer Organe ein wenig verschleiert. Betrachtet man die Ganglienkette von oben, d. h. in einem Horizontalschnitt, so sieht man, daß sie vorne breit ist und nach hinten sich verjüngt. Je weiter nach hinten, desto enger rücken die Längsstämme in der Mittellinie zusammen. An den paarweisen seitlichen Ausbuchtungen erkennt man aber deutlich die Zahl der Ganglien. Schon vor der Einmündungsstelle der beiden hinteren Leberschläuche, die in Fig. 50 *hl* dargestellt ist, schließen die Längsstämme in der Mittellinie so fest zusammen, daß man, abgesehen von einer leichten, dorsalen Einbuchtung, die übrigens nach hinten wieder deutlicher wird, nur an dem stellenweis getrennten Verlauf der Faserstränge erkennen kann, daß man es hier mit zwei Längsstämmen zu tun hat.

Vorne wird das Aussehen der Ganglienkette stark durch die Nachbarschaft des Schlundes und des Anfangsteiles des Mitteldarmes modifiziert. Die Schlundcommissuren besitzen zu beiden Seiten des Stomodäums nur einen äußerst dünnen Belag von Ganglienzellen. Kaum haben sie aber den Schlund passiert, so nimmt die Masse der Ganglienzellen auf einmal bedeutend zu und schwillt zu gewaltigen Auswüchsen jederseits an, obgleich die Fasermassen ziemlich nahe voneinander verlaufen (Taf. XVIII, Fig. 37 *f*). Die Gegenwart des Stomodäums, das in seinem Endabschnitt nach hinten gerichtet und deshalb hier quer durchschnitten ist, hindert gewissermaßen eine starke dorsale Umhüllung der Fasermasse und zwingt die Nervenzellen, sich seitlich auszubreiten. Noch etwas weiter nach hinten, in Taf. XIX, Fig. 55, ist der letzte Zipfel des Stomodäums getroffen (*st*), die Gegenwart des Mitteldarmes wirkt hier aber in ähnlicher Weise auf die Verteilung der Ganglienzellen, die nach den Seiten hin ihre stärkste Ausbildung erfahren haben.

Um mit den Ectodermbildungen abzuschließen, sei hier noch

erwähnt, daß Stomodäum und Proctodäum sich noch immer nicht in den Mitteldarm geöffnet haben. Fig. 55 zeigte uns ja einen Schnitt durch das blind geschlossene Ende des Stomodäums. Auf den vier Schnitten, die zwischen Fig 37 (Taf. XVIII) und Fig. 55 (Taf. XIX) liegen, befindet sich das Schlundrohr im Darmlumen, der ventralen Wand anliegend. Dieses erklärt sich dadurch, daß das Schlundrohr von unten her die Darmwand ein wenig nach hinten vor sich einstülpt.

Bei Betrachtung des Mitteldarmes zeigt sich ein in die Augen fallender Unterschied zwischen dem Epithel seines vorderen und hinteren Abschnittes. Da der hintere Abschnitt schon früher in seiner Entwicklung voraneilte, so ist er jetzt von einem wohlausgebildeten, großzelligen Epithel bekleidet, das eine gleichmäßige und dicke Wand bildet (Taf. XVIII, Fig. 51, Taf. XIX, 52, 54). Bei jüngeren Exemplaren findet man aber in den Zellen noch Dottervacuolen, die nach hinten zu immer kleiner werden. — Der vordere Abschnitt ist dünnwandig, wird aus wenigen Zellen gebildet, die noch immer ihre feinen Protoplasmaausläufer in das hier noch mit Dotter erfüllte Lumen strecken (Taf. XIX, Fig. 55 *d*). Die Grenze zwischen beiden Bezirken ist keine feststehende und verschiebt sich mit dem Grade der Ausbildung des Tieres weiter nach vorne.

Eine ganz bedeutende Ausbildung im Vergleich zum ältesten Naupliusstadium haben die Leberschläuche erreicht. Während wir damals nur die Anlage der Leber in Form des etwas veränderten, vorderen Darmepithels konstatieren konnten, finden wir jetzt vier wohlentwickelte Leberschläuche, deren Lumen das des Darmes mitunter bedeutend an Größe übertrifft (Taf. XVIII, Fig. 51 *hl*). Von den vier Schläuchen sind zwei nach hinten, zwei nach vorne gerichtet, oder richtiger, der Darm spaltet sich vorne in zwei Divertikel — die Leberschläuche —, die weit über das Stomodäum hinaus sich nach vorne erstrecken.

Die Anlage der Leber aus dem ventralen Mitteldarmepithel findet auch bei *Mysis* (NUSBAUM, 25, 1887), *Parapodopsis* (BATSCHINSKI, 8, 1890) und *Neomysis* (WAGNER, 36, 1896) statt, doch entstehen hier paarige, rinnenförmige Ausstülpungen, die allmählich den Dotter dorsalwärts umwachsen und sich zu Schläuchen umbilden. Solche Falten konnte ich bei meinem Material nicht beobachten.

Wir wollen den Verlauf der Leberschläuche auf Querschnitten von vorne nach hinten verfolgen und dabei die Bilder (Taf. XVIII, XIX, Fig. 47—54) betrachten, die sämtlich von einem Präparat stammen. Fig. 47, der am meisten nach vorne gelegene Schnitt, zeigt uns das

blind geschlossene Ende der vorderen Leberschläuche (*v.l.*). Schon drei Schnitte vorher (die Schnittdicke betrug stets 10 μ) waren Leberzellen getroffen. In diesem Falle erstrecken sich die Leberschläuche sehr weit nach vorne, so daß sie gleich hinter dem Gehirn anzutreffen waren. Mitunter, wahrscheinlich bei jüngeren Exemplaren, trifft man sie erst etwas weiter nach hinten, im Bereich des Stomodäums. Fig. 48 *v.l.* (vier Schnitte hinter Fig. 47) zeigt uns das wohlausgebildete Lumen der beiden Schläuche, deren dicke Wand Kerne enthält, die an Größe alle übrigen übertreffen. Wieder fünf Schnitte weiter (Fig. 49*d*) sehen wir die Schläuche zu einem Rohr vereinigt und sind damit in den vorderen Abschnitt des Mitteldarms gelangt. Sofort fällt uns die andre Beschaffenheit des Epithels auf, das nun dünnwandig wird. Noch besser sieht man das in Taf. XIX, Fig. 55 *d*, die einem andern Präparat entstammt. Taf. XVIII, Fig. 37 *d* zeigt uns den letzten Schnitt (von vorne gerechnet), an dem man noch Spuren der Zweiteilung des Darmrohres in Form eines von der Dorsalseite vorspringenden Zipfels erkennen kann. In Fig. 50 *hl* (neun Schnitte nach Fig. 49) treffen wir den Beginn der beiden hinteren Leberschläuche, die als Ausbuchtungen des Darmrohres beginnen (auf der linken Seite erfolgt die Einmündung einen Schnitt weiter). In der korrespondierenden Serie ist in Taf. XIX, Fig. 56 *hl* die gleichzeitige Einmündung der hinteren Schläuche viel besser zu sehen. — Sind beide Schläuche eingemündet, so liegen sie als zwei Röhren ventral und etwas seitlich vom Darm, den sie an Umfang bedeutend übertreffen. Fig. 51 (acht Schnitte nach Fig. 50) gibt uns einen Schnitt durch alle drei Röhren. Die Wand der Leberschläuche ist besonders an der Außenseite noch bedeutend dicker geworden. Fünf Schnitte weiter verschwinden auch die hinteren Schläuche, und wir sehen in Fig. 52 *hl.* einen Schnitt durch ihr hinterstes, blind geschlossenes Ende. Der hintere Abschnitt des Mitteldarmes ist, wie schon beim Nauplius erwähnt wurde, mit einer Splanchnopleura bedeckt, deren Kerne besonders dorsal sehr dicht liegen (Taf. XVIII, Fig. 40 *spl*). Auch auf den übrigen Teilen des Darmes und auf den Leberschläuchen finden sich vereinzelte Kerne eines splanchnischen Blattes (Taf. XVIII, Fig. 48, 49, 51 *spl*).

Erst im Metanaupliusstadium gelang es mir, die Gegenwart eines Herzens in Form eines äußerst dünnwandigen Schlauches fast in der ganzen Länge des Darmes festzustellen. Sars gibt an, daß man das Herz schon am lebenden Metanauplius wahrnehmen könne. Ich habe leider, als mir lebendes Material zur Verfügung stand, nicht besonders darauf geachtet. Beim Metanauplius liegt der Herzschlauch, wie aus

den Querschnitten zu sehen ist, dicht dem Panzer an (Taf. XVIII, Fig. 50, Taf. XIX, Fig. 53 *h*). Am vorderen Ende, wo der Mitteldarm dicht an den Panzer herantritt, liegt er — oder richtiger die Aorta — zwischen beiden, tritt, wenn der Darm sich in die beiden Leberschläuche spaltet, zwischen diese hindurch, biegt nach unten und öffnet sich in die Zellenmasse, die unter dem Vorderende des Mitteldarmes und vor dem Stomodäum dicht hinter dem Gehirn liegt (vgl. den Längsschnitt Taf. XVIII, Fig. 42). So allein kann ich mir nämlich nur die Bilder Taf. XVIII, Fig. 47 und 48 *A* deuten.

Calyptopis- und Furciliastadium.

Obgleich das Durchlaufen dieser beiden Stadien einen ziemlichen Zeitraum in Anspruch nimmt, will ich sie doch zusammen behandeln, weil ja zu dieser Zeit fast alle Organe schon angelegt sind und nur weiter differenziert werden müssen. Die ganz bedeutenden, äußeren Veränderungen, die die Larven in diesen Stadien durchmachen, sind von Sars eingehend beschrieben worden.

Ein paar Worte will ich noch über ein Stadium sagen, das einen gewissen Übergang vom Metanauplius zum *Calyptopis* darstellt; wahrscheinlich war das untersuchte Exemplar ein alter Metanauplius, der eben seine letzte Larvenhaut abgeworfen hatte. Die Fig. 58 und 59 (Taf. XIX) geben uns Längsschnitte durch dieses Tier, wobei Vorder- und Hinterende von zwei aufeinanderfolgenden Schnitten stammen. Charakteristisch für den Übergang zum *Calyptopis* ist die plötzliche Veränderung der Körperform, hervorgerufen durch die beginnende stärkere Entwicklung des Abdomens. Das Abdomen ist stark abwärts gekrümmt und steht zur Rückenlinie im rechten Winkel. Dadurch bekommen die Larven zu der Zeit, wo das Abdomen noch wenig über die Extremitäten hervorragt, eine eigentümliche, buckelige Gestalt. Der Hinterrand des Rückenschildes, der in den vorhergehenden Stadien noch fest anlag (Taf. XVI, Fig. 16 *th.p.*, Taf. XVIII, Fig. 34 *th.p.*), aber beim Metanauplius sich eben loszulösen begann, ragt jetzt ganz frei vor (Fig. 59 *th.p.*).

Darmkanal.

Die Veränderungen, die während des *Calyptopis*- und *Furcilia*-stadiums mit dem Darmkanal vor sich gehen, erstrecken sich auf die gleich nach dem Metanaupliusstadium erfolgende Kommunikation des Mitteldarms mit den Endabschnitten, auf das weitere Auftreten von Leberschläuchen, auf die histologische Differenzierung und bedeutende Streckung des gesamten Tractus.

Die Oberlippe bildet beim Nauplius und Metanauplius mit dem Gehirn eine scheinbar einheitliche Zellenmasse, die nach vorne eine vollkommen glatte Begrenzung aufweist (Taf. XVI, Fig. 16; Taf. XVIII, Fig. 42; Taf. XIX, Fig. 58 *o.l.*). Beim *Calyptopis* findet eine Einschnürung an ihrer Basis und dadurch eine immer deutlichere Abgrenzung zum Gehirn statt.

Bei der *Furcilia* liegt die Oberlippe gleich hinter dem Gehirn (Taf. XIX, Fig. 62). Sie ist in querer Richtung stark gewölbt (Taf. XIX, Fig. 60 *o.l.*; Taf. XXI, Fig. 83), besitzt im Innern einen größeren Hohlraum, der direkt mit der Leibeshöhle kommuniziert und von einigen Muskelzügen kreuz und quer durchzogen wird (Taf. XX, Fig. 75, 76; Taf. XXI, Fig. 83). Im allgemeinen konnte ich folgende Muskelzüge unterscheiden: 1. zwei Paar von vorne nach hinten gehend, das vordere Ende etwas tiefer als das hintere, 2. ein Paar ziemlich in der größten Ausdehnung der Lippe, parallel ihrem hinteren Rande, d. h. also die beiden ersten Paare in schräger Richtung kreuzend, und 3. einen einzelnen Muskel quer und wagerecht zwischen den beiden Paaren der sub. 1 genannten Muskeln, nahe dem Hinterrande der Lippe. Auf den erwähnten Figuren lassen sich alle diese Muskelzüge gut unterscheiden. Fig. 83 ist ein Querschnitt durch die vordere Partie der Oberlippe, Fig. 76 ein ungefähr sagittaler Längsschnitt und Fig. 75 liegt einige Schnitte weiter seitlich. In Fig. 83 sehen wir die sub. 1 genannten, von vorne nach hinten ziehenden zwei Muskelpaare quer durchschnitten (*mus*), in Fig. 75 und 76 sind sie nur teilweise der Länge nach getroffen. Fig. 75 zeigt einen Muskel des sub. 2 genannten Paares; sein Gegenstück wäre auf der andern Seite der Mittellinie zu suchen. Und schließlich finden wir in Fig. 75 und 76 den Querschnitt des sub. 3 genannten, quer verlaufenden Muskels (*mus*).

Der vordere und obere Teil der Oberlippe ist fast vollständig mit einem eigentümlichen, drüsenähnlichen Gewebe ausgefüllt, wie aus den eben besprochenen Figuren ohne weiteres ersichtlich (*dr*). Ebensolch ein Gewebe finde ich symmetrisch gelagert an und gleich hinter der Ansatzstelle der Unterlippe (Taf. XXI, Fig. 82 *dr*). Es wäre möglich, daß es sich hier um Teile der Antennen- bzw. der Maxillenniere handelt, die ja oft nicht in den Gliedmaßen liegen, von denen sie ihren Namen haben (GIESBRECHT, 12, 1913, S. 152). Da ich aber keine Ausfuhrwege konstatieren konnte, halte ich es für wahrscheinlicher, daß es eine Art Stützgewebe ist.

Die blattförmige Unterlippe (Taf. XIX, Fig. 61 *ul*) ist, wie schon

Sars beschreibt, in der Mitte tief eingeschnitten und daher auf genau geführten Sagittalschnitten nicht anzutreffen. Auf Schnitten etwas seitlich von der Mittellinie finden wir sie ebenso weit, wie die Oberlippe vorragen. Zwischen ihnen liegt die Kaulade der Mandibeln.

Der Schlund beschreibt bei der *Furcilia* einen fast vollständigen, nach hinten zu offenen Halbkreis (z. B. Taf. XIX, Fig. 62). Das cylindrische Schlundepithel des Metanauplius geht allmählich in ein kubisches bei der *Furcilia* über, das mit seinen dicht gedrängten Kernen sich scharf von den großen, flachen und blaß gefärbten Zellen des Mitteldarms unterscheidet. Die Wand des Schlundes bildet zwei seitliche und eine medioventrale Längsfalte (Taf. XVIII, Fig. 37 *lf.st.*; Taf. XXI, Fig. 81 *lf.st.*). Wo das Schlundrohr nach hinten umbiegt, befindet sich außen auf seiner Dorsalseite die schon erwähnte, im Längsschnitt dreieckige Zellgruppe, von der einige feine, schwer wahrnehmbare Fasern zwischen den beiden vorderen Leberschläuchen nach vorn und dorsalwärts streben. Wahrscheinlich sind das Muskelfasern, die zur Erweiterung des Schlundes dienen.

An der Übergangsstelle in den Mitteldarm ragt das Stomodäum in Form eines sich verengenden Rohres oder einer Reuse noch ein beträchtliches Stück frei in das Lumen des Mitteldarms hinein, auf diese Weise einen Cardiaverschluß bildend. Die Wand dieses Rohres ist kernlos.

Die Zellen des Mitteldarms haben am Anfang des *Calyptopis*-stadiums noch die Dotterresorption zu vollenden, wobei sie immer flacher werden. Nachher erstreckt sich der Mitteldarm als anfangs weites, später ziemlich enges Rohr fast durch das ganze Tier. Wie schon erwähnt, ist die Grenze zwischen Stomodäum und Mitteldarm schon durch das verschiedene Epithel scharf gekennzeichnet. Das Epithel des Mitteldarms besteht in seinem vorderen weiteren Abschnitt aus ziemlich großen, flachen Zellen, so daß auf einem Längsschnitt die Kerne recht weit auseinander liegen. Weiter nach hinten sind die Zellen kleiner, höher und die Kerne liegen dichter, gewöhnlich in einer regelmäßigen Reihe angeordnet. Das zum Lumen gekehrte freie Ende der Zellen war oft abgerundet, so daß auf dem Längsschnitt der Darm von einer gekerbten Linie begrenzt war. In dieser Gegend des Darmes sieht man auf Tangentialschnitten durch die Darmwand abweichende Kernformen. Die Kerne haben ihr regelmäßiges, rundes Aussehen verloren und zeigen verschiedene, lappenförmige Auswüchse, mitunter sehen sie hantelförmig aus. Es ist dieses wohl der Ausdruck einer lebhaften, drüsenartigen Funktion der Darmzellen.

Je älter das Tier wird, um so mehr gehen die kubischen Zellen der hinteren Darmgegend in die flachen des vorderen Abschnittes über. Bei der *Furcilia* ist der ganze Mitteldarm, und besonders in seinem hinteren Abschnitt von äußerst flachen Zellen ausgekleidet.

Das Proctodäum, das durch sein höheres Epithel wieder ziemlich deutlich vom Mitteldarm getrennt ist, ist rechtwinklig geknickt. Auch hier lassen sich Dilatatoren beobachten, besonders deutlich an der Ventralseite. Man findet hier gleich nach dem Winkel drei Zellen, die dicht dem Enddarm anliegen und von denen feine Muskelfasern sich bis zum ventralen Panzer erstrecken.

Einen bedeutenden Fortschritt macht die Entwicklung der Leberschläuche. Beim Metanauplius ließen sich zwei Paar Schläuche unterscheiden: zwei vordere und zwei hintere. Auch beim jungen *Calyptopis* treffen wir dieselbe Anzahl wieder. Ein instruktives Bild gibt Taf. XIX, Fig. 57 *hl*. Es stellt einen Horizontalschnitt durch einen *Calyptopis* dar, auf dem man sehr schön das vordere und hintere Paar Leberschläuche sehen kann. Da das Calyptopisstadium stark gekrümmt ist, so geht der Schnitt zwar horizontal durch den Thorax, durchschneidet dann etwas schräg die breite Ganglienkette (*Glk.*) und geht dann quer durch das Abdomen, woraus sich der zweite hintere Querschnitt durch das Darmrohr erklärt. In Fig. 61 *hl* ist die Einmündungsstelle der hinteren Schläuche im Querschnitt dargestellt. — Das vordere Paar Leberschläuche bleibt in den nächsten Stadien unverändert (Fig. 60), mit dem hinteren Paar gehen aber während der ganzen Zeit Veränderungen vor sich. Schon bei älteren Metanauplien kann man mitunter auf Querschnitten sehen, daß das hintere Paar eine laterale, etwas dorsal gelegene Einbuchtung aufweist (Taf. XVIII, Fig. 51 zeigt eine Andeutung davon). Im *Calyptopis*-stadium geht diese Abschnürung weiter vor sich, so daß es zur Bildung eines neuen kürzeren, dorsalen Divertikels kommt. Das Epithel dieses neuen Divertikels sieht auf dem Querschnitt immer viel dunkler aus als das des ventralen. Wahrscheinlich liegt das daran, daß im letzteren, als im älteren, die Zellen schon weiter differenziert sind und wohl schon als Drüsenzellen zu fungieren begonnen haben, worauf auch ihr stärkere Vacuolisierung hinweist.

Auf dieselbe Weise kommt es im *Furcilia*-Stadium zur Bildung eines oder sogar zweier neuer Schläuche, die immer dorsal von den vorhergehenden liegen, weiter nach vorne entspringen und weniger weit nach hinten reichen. So treffen wir in der Gegend des Herzens drei Querschnitte durch Leberschläuche (Taf. XIX, Fig. 63 *hl*), etwas

weiter nach hinten, beim Beginn der Arteria postica nur noch zwei (Taf. XX, Fig. 65 *hl*) und weiter caudalwärts schließlich nur noch einen.

Mesodermale Bildungen.

Hierher gehören die weitere Ausbildung der Muskulatur, bindegewebiger Hüllen und das Herz. Welche große Aufgaben das Mesoderm in dieser Periode zu leisten hat, zeigt sich besonders in der starken Zunahme der Muskulatur. Die riesige Muskelmasse des Abdomens, das ja erst am Ende des Metanaupliusstadiums hervorzusprossen beginnt und schon vor dem Beginn des Furciliastadiums seine normale, relative Größe erreicht hat, muß gebildet werden und außerdem die Thorakalmuskulatur verstärkt und komplettiert werden. Die Bilder Taf. XIX, Fig. 62 — ein Längsschnitt — und besonders Taf. XX, Fig. 64 — ein Querschnitt durch das Furciliastadium — geben eine gute Vorstellung von der Muskelmasse im Abdomen: andre Organe scheinen dort kaum mehr Platz zu haben.

Das Darmfaserblatt läßt sich so wie früher überall leicht nachweisen und ist besonders stark auf der Dorsalseite des Darmes entwickelt. Auch auf den Leberschläuchen findet man zerstreut die ganz flachen, dicht anliegenden und intensiv gefärbten Kerne der Splanchnopleura.

Eine eigentümliche, bindegewebige Hülle finde ich bei älteren *Calyptopis* und besonders bei den *Furcilia* ausgebildet. Es ist eine kontinuierliche Decke, die Darm und Leberschläuche in der Gegend des Herzens und etwas weiter nach hinten dorsal und lateral umhüllt. Man sieht sie am besten auf dem Querschnitt Taf. XX, Fig. 65 *stpl*, außerdem in den Fig. 63, 66, 68, 69, 70 (*stpl*). Diese Umhüllung kann nicht mit dem Darmfaserblatt, das sich etwa von seiner Unterlage etwas abgehoben hat, verwechselt werden. Dem widerspricht, daß man an vielen Stellen außer der genannten Hülle gleichzeitig die Kerne der Splanchnopleura erkennen kann. Die Bindegewebshülle beginnt etwas vor dem Herzen, mit dessen ventraler Wand sie anfangs (Taf. XIX, Fig. 63 *stpl*) nicht in Verbindung steht. Etwas weiter nach hinten tritt sie in Verbindung mit der Wand der Arteria pleica (Taf. XX, Fig. 65 *apl*, *stpl*), oder richtiger, die Arteria pleica scheint in ihr zu verlaufen. Überhaupt ist dieses Bindegewebsblatt eine Stütze für verschiedene Organe. So findet sich die erste Anlage der Geschlechtsorgane, die im *Calyptopis*-Stadium aus ein oder zwei Zellen besteht, jederseits vom Darm im Bindegewebsblatt aufgehängt. Wenn dann

in späteren Stadien die Geschlechtszellen dorsalwärts wandern, um sich über dem Darm zu vereinigen, so liegen sie immer noch im selben Bindegewebe, welches dann auch die erste bindegewebige Hülle der Geschlechtsorgane bildet (Taf. XX, Fig. 66 und 70 *stpl*). Nach alledem werden wir wohl diese Bindegewebshülle als die Somatopleura ansprechen müssen.

Über die enge Beziehung zwischen den Ausfuhrwegen für Genitalprodukte und der Somatopleura wird noch später bei Beschreibung der Genitalanlage die Rede sein. Die Somatopleura endigt ein wenig hinter den Ausfuhrwegen der Geschlechtsprodukte.

Herz und Blutgefäße, die beim Metanauplius auf Schnitten nicht immer ganz leicht nachgewiesen werden konnten, sind bis zum *Furcilia*-Stadium schon recht weit in der Entwicklung gediehen. Beim *Calyptopis* sind diese Organe zwar noch äußerst zart und dünnwandig, aber deutlich wahrnehmbar. Das Herz liegt dicht unter dem Thoracalpanzer nahe seinem hinteren Rande und hat im Längsschnitt fast die Form eines rechtwinkligen Dreiecks mit dem Thoracalpanzer anliegender Hypothenuse, während die kleinere Kathete caudalwärts liegt. Nach vorne nimmt die Aorta vom Ende der längeren Kathete, d. h. dicht unter dem Panzer, ihren Anfang, während die viel deutlicher entwickelte Arteria pleica vom Scheitel des rechten Winkels entspringt. Die Wand dieser Arterie ist anfangs äußerst dünn und nur stellenweise mit Kernen belegt, so daß auf einigen Längsschnitten dieses Blutgefäß wie durch zwei scharf gezogene parallele Linien bezeichnet wird.

Im *Furcilia*-Stadium ist natürlich alles viel deutlicher und kräftiger ausgebildet. Der Längsschnitt Taf. XIX, Fig. 62 *h* orientiert über die Lage des Herzens, während Taf. XX, Fig. 71 das Herz mit dem Ursprung der Arteria pleica bei stärkerer Vergrößerung darstellt, gezeichnet nach demselben Schnitt. Die Fig. 63, 66 und 70 zeigen auf Querschnitten die Breite des Herzens, das in dieser Gegend bedeutend breiter als der Darm ist. Die Wand der Arteria pleica ist an ihrem Ursprung dicht hinter dem Herzen ungemein dick und färbt sich sehr intensiv. Wie erwähnt, verläuft sie anfangs innerhalb der Somatopleura, die hier noch kurze dorsale Zipfel entsendet, welche sich den seitlichen Muskelmassen anlegen (Taf. XX, Fig. 65 *apl*). Im *Furcilia*-Stadium mit allen Pleopodien gabelt sich die Arteria pleica sehr bald, nachdem sie in das Abdomen eingetreten ist, und die beiden Äste verlaufen dann seitlich vom Darm weiter. Fig. 84 zeigt einen Querschnitt durch die Gabelungsstelle, während einige

Schnitte weiter (Fig. 85) schon zwei getrennte Gefäße anzutreffen sind. Die Gabelungsstelle fand ich entweder zwischen dem ersten und zweiten Pleonsegment oder im ersten, in einem Falle sogar noch früher, bei der Abgangsstelle der Genitalwege, noch vor dem Ende der hinteren Leberschläuche. Im ältesten *Calyptopis*-Stadium habe ich in keinem meiner Präparate eine Teilung der Arteria pleica auffinden können, nehme daher an, daß sie erst im älteren *Furcilia*-Stadium erfolgt.

Nervensystem.

Beim Übergang vom Metanauplius zum *Calyptopis*-Stadium vollzieht sich die Loslösung des Nervensystems vom Ectoderm und besonders sein Auswachsen in caudaler Richtung. Im *Furcilia*-Stadium haben wir schon das Nervensystem des ausgewachesnen Tieres fast vollständig en miniature vor uns. Die Form des vorderen Gehirnabschnittes wird stark durch die Entwicklung der Augen, die ja während der beiden letzten Stadien stattfinden, beeinflußt. Während bei Beginn des *Calyptopis*-Stadiums eine Grenze zwischen Augenanlage und Gehirn noch gar nicht zu sehen ist, treten am Ende dieser Periode die Augen als zwei in der Mitte zusammenstoßende Halbkugeln deutlich hervor und werden im *Furcilia*-Stadium durch die Entwicklung der Augenstiele vollkommen vom Kopfe abgehoben. Erst jetzt ist die präorale Nervenmasse als Gehirn deutlich unterscheidbar.

Das Gehirn ist durch eine dorsale, tief einschneidende Furche in zwei symmetrische Hälften geteilt. Vorne schneidet diese Furche ganz durch, so daß zwei getrennte Hälften entstehen; es sind die Nervenstränge, die zu den Augen führen. Dasselbe geschieht dicht vor dem Schlunde, bei Bildung der beiden Schlundcommissuren. Zwischen diesen beiden Punkten, d. h. auf zehn bis zwölf Schnitten (zu 10 μ), bildet das Gehirn eine zusammenhängende Masse, und auch die Fasermasse ist eine einheitliche. Außer der medianen Furche sind noch zwei kürzere laterale, dorsale vorhanden, von denen die näher zur Mittellinie gelegene ziemlich tief einschneidet. Die Oberfläche des Gehirns ist dann zwischen den Furchen wulstartig vorgewölbt (Taf. XXI, Fig. 80). Die Trennung der beiden Gehirnhälften wird durch das tiefere Eindringen der medianen, dorsalen Furche vorbereitet. Hier finden wir die ventral abgebogene Aorta (A), die sich in die vor dem Schlunde gelegene Zellmasse öffnet. Auf den nächsten zwei Schnitten, wo schon die vordere Wand des Stomodäums angeschnitten wurde, ist die Trennung bereits vollzogen. In der Lage

der Fasermasse ist auch ein Wechsel vor sich gegangen. So lange das Gehirn eine einheitliche Masse darstellte, war auch die Fasermasse von ähnlicher Form und nahm eine ziemlich centrale Lage innerhalb des Querschnittes ein. Je tiefer nun die dorsale Medianfurche einschneidet, um so breiter wird der Querschnitt der Fasermasse, wobei er immer näher zur Ventralseite rückt. In den Schlundcommissuren liegen nun die beiden Faserstränge ganz einseitig ventral verlagert, während die Ganglienzellenmasse sich ihnen dorsal anschließt. Es ist verständlich, daß die Faserstränge in den Commissuren ohne weiteren Belag von Ganglienzellen den seitlichen Schlundwänden dicht anliegen.

Beim Passieren der Schlundgegend kommt es zeitweise zu einer fast vollständigen Trennung der Fasermasse von den Ganglienzellen (Taf. XXI, Fig. 81). Dicht hinter dem Schlunde verläuft nämlich in querer Richtung die starke Muskulatur der Mandibeln (*md.mus.*), dringt durch die Schlundcommissuren und trennt dabei jederseits einen dorsalen, fast alle Ganglienzellen enthaltenden Abschnitt (*schl.com.*) von einem ventralen, der aus dem Faserstrang (*f*) mit einigen dorsal oder lateral anliegenden Ganglienzellen besteht. Auf einigen Schnitten fehlen auch diese, so daß dann die gesamte Ganglienzellenmasse dorsal, die nackten Faserstränge ventral von der Mandibelmuskulatur liegen. Auffallend ist, daß in dieser Gegend die Faserstränge äußerst dünn werden, so daß die Summe ihrer Querschnitte um ein Mehrfaches von den vor oder nach ihnen belegenen Querschnitten durch die vereinigten Stränge übertroffen wird. Ist der Schlund vollkommen passiert, so vereinigen sich die Ganglienzellen dorsal von der Muskulatur zu einer einheitlichen Masse, die gleich hinter dem Muskelstrang wieder mit der nunmehr auch einheitlichen Fasermasse in Verbindung tritt. Eine kurze Strecke verlaufen die Fasern noch unbedeckt auf der Ventralseite der Ganglienkette und werden dann endgültig in das Innere der Ganglienzellenmasse wieder aufgenommen, wobei sie gleich anfangs zur Bildung der ersten Längscommissuren wieder auseinandertreten.

In der Gegend der Maxillen dringt nochmals Muskulatur von den Seiten in die Ganglienkette, wobei sich die Tendenz zu einer ähnlichen Trennung von Fasern- und Ganglienzellenmasse zeigt wie vorhin. Zu einer wirklichen Scheidung kommt es hier aber nicht, obgleich die Form der Ganglienkette dadurch stark beeinflußt wird (Fig. 82 *mx.mus.*). In ähnlicher Weise wirken die dorsal dicht anliegenden Leberschläuche, wodurch das Bauchmark hier dachartig

abgeschrägt ist. Auch weiter hinten im Thorax übt die Nachbarschaft der Leberschläuche einen Einfluß auf die Form der Ganglienkette aus, z. B. dort, wo die Ganglienkette stark dorsoventral zusammengedrückt ist (Taf. XIX, Fig. 63).

Der thoracale Abschnitt der Ganglienkette ist von dem abdominalen Teil scharf unterschieden. Dadurch, daß die aufeinanderfolgenden Ganglienpaare stark zusammengerückt sind, stellt sich uns der vordere Teil des Nervensystems äußerlich fast als einheitliche Masse dar. Während auf der Ventralseite noch eine Reihe von Einkerbungen die einzelnen Ganglienpaare andeutet, stellt auf der Dorsalseite die Ganglienkette auf große Strecken eine vollkommen ebene Fläche dar (Taf. XIX, Fig. 62). Noch besser ist das auf einem etwas weiter seitlich folgenden Schnitte zu sehen, auf dem die thoracale Fasermasse in ihrer ganzen Länge getroffen ist. In ihrem vorderen Drittel ist sie von einer dicken, nach hinten sich verjüngenden Schicht von Ganglienzellen bedeckt, während in den hinteren zwei Drittel diese Schicht ganz dünn wird und eine überaus regelmäßige Anordnung der Ganglienzellen, in der Form eines einschichtigen, selten zweischichtigen Epithels zeigt.

In der abdominalen Ganglienkette hat eine so weit gehende Annäherung der Ganglienpaare in longitudinaler Richtung nicht stattgefunden, wohl aber sind die Längsstämme, wie auch im vorderen Abschnitt, transversal einander ganz nahe gerückt. Wir finden deshalb auf Längsschnitten, wie in Fig. 62, ziemlich weit voneinander liegende Ganglien, getrennt durch Connective, die nur von wenigen Ganglienzellen bedeckt sind. Taf. XX, Fig. 73 zeigt bei stärkerer Vergrößerung einen Längsschnitt durch das I. und II. Abdominalganglion und die sie verbindende Commissur. Die Hauptmasse der Ganglienzellen in den Ganglien liegt auf der Ventralseite, obgleich der ventrale Höcker zugleich auch den Ursprung der Pleopoditen darstellt. Man sieht aus diesem Bilde, daß die Commissuren teilweise gar keine Bedeckung von Ganglienzellen aufweisen. Dasselbe zeigen die drei aufeinanderfolgenden Querschnitte zwischen drittem und viertem Ganglienpaar in Fig. 71, aus denen man gleichzeitig ersieht, daß die Längscommissuren dicht aneinander gerückt sind. Fig. 72 gibt das Bild eines Querschnittes durch das vierte Abdominalganglion.

Genitalorgane.

Da bei vielen Crustaceen die Geschlechtsorgane sehr frühzeitig angelegt werden, oft sogar in der Form besonders auffallender Blasto-

meren schon in den ersten Furchungsstadien bemerkbar sind, so richtete ich während meiner Untersuchungen mein Augenmerk besonders darauf, ob es mir nicht gelingen würde, die Entstehung der Geschlechtsorgane bis auf die allerersten Zellen zu verfolgen, womöglich deren Absonderung von dem übrigen Zellenmaterial zu beobachten. Die ersten Furchungsstadien der Euphausiden scheinen mit ihren großen Blastomeren ein besonders gut dazu geeignetes Untersuchungsmaterial zu bieten. Die frühzeitig auftretenden und lange Zeit zu verfolgenden beiden großen E-Zellen (E_1 und E_2), die ja z. B., wie ich schon früher gezeigt, wohl ohne weiteres mit zwei ähnlichen Zellen bei *Moina* (Entodermzelle und Genitalzelle nach GROBBEN) zu homologisieren sind, legten auch hier den Gedanken nahe, daß eine von ihnen die Urzelle der Genitalorgane sein würde. So verlockend auch dieser Gedanke war, konnte ich doch in meinen früheren, bis zur Gastrulation geführten Untersuchungen keinen einzigen Beweis für diese Anschauung bringen. Bei dem späteren Studium der Gastrula und der Larvenstadien habe ich mit besonderer Aufmerksamkeit jede Zellengruppe verfolgt, die ihrer Form, Lage und ihrem Aussehen nach als Anlage der Geschlechtsorgane hätte dienen können, leider aber stets mit negativem Erfolg. Ich nahm daher an, daß die Umwandlung von indifferentem Zellenmaterial in die Geschlechtszellen erst in einem älteren Stadium, wie es mir nicht mehr zu Gebote stand, erfolgte. Erst als ich dabei war, meine Arbeit abzuschließen und mit der Untersuchung des ältesten mir zu Gebote stehenden Stadiums, der *Furcilia*, beschäftigt war, die mir außerdem nur in einigen wenigen Exemplaren zur Verfügung stand, stieß ich, sozusagen in zwölfter Stunde auf einige Zellen, die ich bei eingehender Nachprüfung als die Anlage der Geschlechtsorgane ansprechen und sogar noch einige Stadien rückwärts bis in das Calyptopis- und Metanaupliusstadium verfolgen konnte. Nun drängte sich mir erneut mit besonderem Nachdruck die Frage auf, ob nicht doch die beiden großen E-Zellen im Gastrulastadium mit der Genitalanlage genetisch in Zusammenhang zu bringen wären. Eine genaue Nachprüfung der Präparate von diesem Gesichtspunkt aus brachte mich auf eine Erklärungsmöglichkeit, die alle bis dahin sich scheinbar widersprechenden Tatsachen verbindet. Wenn ich daher auch die Zurückführung der Genitalorgane auf die E-Zellen nicht als zweifellos und klar bewiesen ansehen kann, so spricht doch die größte Wahrscheinlichkeit dafür, daß der vermutete Zusammenhang zwischen ihnen in der von mir zu schildernden Weise besteht.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, sei hier das

Auftreten der Geschlechtsorgane bei einigen Crustaceen rekapituliert.

GROBBEN findet bei *Moina* (13, 1879) im Stadium von 32 Zellen am vegetativen Pol eine grobkörnige, central gelegene Zelle, die er als Genitalzelle bezeichnet. Er hält es für wahrscheinlich, daß sie eine Schwesterzelle der daneben liegenden Entodermzelle ist. Die Genitalzelle bleibt gegenüber den andern Zellen in der Teilung zurück, und erst, wenn sich der Gastrulamund schließt, rücken die jetzt vorhandenen acht Genitalzellen in die Tiefe und legen sich unter das Entoderm. Sie bilden hier eine bilateral-symmetrische, später dreieckige Zellplatte. Auf einem Stadium, wo der Embryo bereits zwei Thoracalfußanlagen hat, liegt die Genitalanlage zwischen zweitem Maxillar- und erstem Thoracalsegment. Sie hat ihre dreieckige Form jetzt aufgegeben, sich quer gestreckt und zeigt in der Mitte eine Einschnürung, die den Beginn zur Teilung der unpaaren Anlage in zwei symmetrisch gelagerte Hälften anzeigt. Wenn vier Thoracalfüße angelegt worden sind, ist die Genitalanlage bereits paarig geworden, und die beiden Geschlechtsorgane nehmen nicht mehr die Bauchseite ein, sondern sind an die Seiten des Embryo gerückt. Auf einem späteren Stadium wurde bei *M. paradoxa* noch beobachtet, daß Mesodermzellen die Genitalzellengruppe umwachsen haben.

In einer späteren Arbeit über die Entwicklung von *Cetochilus* beschreibt GROBBEN (14, 1881) beim Nauplius ventral vom Enddarm jederseits eine große Mesodermzelle als erste Anlage der Genitalorgane. In einem folgenden Stadium, mit zwei Thoracalfüßen, besteht der Geschlechtsapparat jederseits noch immer aus einer einzigen Zelle. Jede dieser Zellen ist von einigen (zwei bis drei) Mesodermzellen von ganz anderm Aussehen umwachsen. Aus diesen letzteren Zellen gehen die Hüllen, sowie die Ausführungsgänge der Genitaldrüsen hervor. Die Keimzellen vermehren sich später, und die Anlagen wandern auf die Dorsalseite des Darmes, wo sie sich aneinanderlegen.

URBANOWITSCH (20, 1885) findet beim Nauplius von *Cyclops* jederseits vom Rectum eine Gruppe von Zellen des secundären Mesoderms. Eine Zelle zeichnet sich auf jeder Seite durch ihre bedeutende Größe aus und stellt die Anlage der Genitalorgane dar. Später bewegen sie sich nach vorne auf den Rücken und man findet bei einer fünftägigen Larve in der vorderen Körperhälfte die unpaare Anlage des Geschlechtsapparates, bestehend aus vier regelmäßig gelagerten Zellen. Bei einem 7-tägigen *Cyclops* ist sie schon zu einem ziemlich großen, vielzelligen Gebilde herangewachsen.

Bei *Mysis Chamaeleo* beschreibt NUSBAUM (25, 1887) während der Entodermbildung im Ectoderm einige große Zellen, die er später im Abdomen hinter der Entodermanlage wiederfindet und die er für Genitalzellen hält (vgl. dazu WAGNER, 1896). Während des Naupliusstadiums findet sich jederseits hinter der Leberanlage eine Gruppe von Genitalzellen. Sie rücken später dorsalwärts und bilden eine unpaare Genitaldrüse zwischen Darm und Herz.

Bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung von *Cyclops* beobachtet HÄCKER (16, 1892; 17, 1895; 18, 1897) schon auf dem 32-Zellenstadium zwei Zellen, die er als »Urentoderm« und »Stammzelle« bezeichnet (*E* und *S*). Beide zeichnen sich durch einen verlangsamten Teilungsschritt aus. Erst auf einem Stadium von 125 Zellen teilt sich die *S*-Zelle beim Hinabsinken in die Tiefe in die *A*- und *B*-Zelle. Letztere bleibt aber im Verbande des Blastoderms, während die *A*-Zelle als primäre Urgenitalzelle in die Tiefe rückt und sich dort in die beiden definitiven Urgenitalzellen teilt. Bis zum Naupliusstadium läßt sich dann am Anfang des hinteren Körperdrittels ein Paar Zellen verfolgen, welche sich durch ihre Größe von allen andern embryonalen Elementen unterscheiden. Im Stadium des zum Ausschlüpfen bereiten Nauplius liegen diese Zellen mehr ventral als dorsal beiderseits vom Mitteldarm. HÄCKER nimmt mit Bestimmtheit an, daß dieses wirklich die beiden Abkömmlinge der *A*-Zelle sind, welche, nachdem sie eine Zeit lang an der ventralen Seite des Embryo nebeneinander gelegen hatten, nunmehr auf die beiden Seiten des Mitteldarms gerückt sind.

WAGNER (36, 1896) gelang es bei *Neomysis vulgaris* ein sehr frühes Auftreten der Geschlechtszellen nachzuweisen, viel früher, als sie von NUSBAUM bei *Mysis Chamaeleo* beobachtet wurden. Er stellte außerdem fest, daß dieser Autor offenbar Urectodermzellen, deren Aufgabe und Schicksal später von BERGH (1, 1893) so genau beschreiben worden sind, für Urgenitalzellen gehalten hat. Nach WAGNER treten die Urgenitalzellen in einem Meso-Entodermzellenhaufen auf, dessen Bestandteile sich zum Teil in Dotterzellen verwandeln, während die Geschlechtszellen in situ verbleiben. »Um die Zeit der Bildung der Schwanzfurche bleiben an der betreffenden Stelle nur einige Zellen, welche bei der Vertiefung der Schwanzfurche sich von der Reihe der primären Ectodermzellen des Keimstreifens entfernen. Die Schicht ihrer Kerne bildet eine nach dem Dotter hin convexe Platte. In den folgenden Stadien vergrößert sich die Concavität der Scheibe, und bei der eben aus dem Ei geschlüpften Larve bilden die Geschlechts-

zellen bereits eine doppelte Schicht. Die Zahl der Zellen der Geschlechtsanlage hat ein wenig zugenommen. In ihren histologischen Eigentümlichkeiten unterscheiden sie sich jetzt scharf von den benachbarten Zellen. Später teilt sich die ganze Anlage in zwei seitliche Gruppen. Zu dieser Zeit können in jeder Drüse nur etwa zehn Kerne gefunden werden. Später runden die Drüsen sich ab und weichen auseinander. Auf Fig. 66 ist zu sehen, wie die Geschlechtsdrüsen nach oben hinaufrücken. Bei der Translokation nach dem Rücken werden sie von Mesodermzellen umgeben, welche sich höchstwahrscheinlich von der dorsalen Mesodermgruppe absondern. Nach der Translokation nach dem Rücken hört die Bewegung der Drüsen nach hinten auf. Sie liegen alsdann in den Falten des Mesenterons, welche den gemeinsamen Anfangsteil der hinteren Leberschläuche vom dorsalen Auswuchs des Mesenteron abgrenzen. Nach der Bildung des letzteren vereinigen sich die beiden Geschlechtsdrüsen miteinander hinter demselben« (S. 206).

In seinen schon erwähnten »Studien über parasitische Copepoden« beschreibt SCHIMKEWITSCH (33, 1896) bei *Notopterophorus* die Gastrulation in der Weise, daß sich zuerst ein Zellenpaar einsenkt, das aber bald durch Teilung vier Paar Entodermzellen liefert. »Außer den Entodermzellen senken sich in den Dotter noch zwei Blastodermzellen ein, welche unmittelbar vor dem zweiten (von vorn nach hinten gezählt) Paare der Entodermzellen liegen.« »Im Laufe der weiteren Entwicklung lagern sich diese Zellen an der Grenze zwischen dem Dotter und dem vierten Paare der Entodermzellen. Sie stellen die Genitalzellen vor . . .« »Sie können leicht beim Embryo mit abgesondertem Kopf- und Schwanzlappen bemerkt werden, es treten hier aber ihrer schon vier hervor. Bei *N. papilio* sind sie dabei manchmal ziemlich tief in den Dotter eingesenkt und lagern sich als ein Zellenhaufen nach innen von der Entodermschicht. Später liegen sie an der Rückenfläche des Schwanzlappens, ein Paar links und ein Paar rechts zwischen den Mesoderm- und Entodermzellen« (S. 349).

Bei *Lernaea branchialis* (PEDASCHENKO, 26, 1898) treten im Gastrulastadium auf der Ventralseite vier größere Zellen auf, die Urgenitalzellen, die von den Randzellen der ectodermalen Mikromerenkappe herstammen. Sie sind längere Zeit sogar auf Totalpräparaten zu sehen, bis sie im Stadium G (Auftreten von Thoracalfußpaaren) von den Nervenstämmen bedeckt werden. In einem gewissen Stadium der Entwicklung sind jederseits zwei Urgenitalzellen vorhanden, die paarweise miteinander verschmelzen. Später, auf den letzten Em-

bryonalstadien, rücken diese auf jeder Seite des Darmes dorsalwärts und nach hinten, wo sie sich wieder vermehren und von Mesodermelementen umschlossen werden. Schließlich stoßen sie in der Mitte über dem Darm wieder zusammen.

Beim Nauplius und Metanauplius von *Diaptomus coeruleus* liegen nach KRIMMEL (20, 1910) die beiden Urgeschlechtszellen getrennt voneinander zu beiden Seiten des Darmes. Nachdem eine der Zellen sich geteilt hat, treten die beiderseitigen Anlagen zu einer unpaaren Drüse zusammen, die also aus drei Zellen besteht, ein Stadium, das übrigens infolge fortschreitender Vermehrung der Zellen nur ein vorübergehendes ist. Mesodermale Belegzellen bilden allmählich eine vollständige Hülle um die Gonade.

Die erste Anlage der Ausfuhrwege zeigt sich in Form einer Zellenanhäufung am vorderen Ende der Gonade, welche bald darauf im männlichen Geschlecht zu einem, im weiblichen zu zwei aus dichtgedrängten Zellen bestehenden Strängen auswächst, aus denen sich später Röhren bilden.

Wie ersichtlich, treten die Urgenitalzellen meist schon frühzeitig im Gastrulastadium oder noch früher auf und machen sich durch ihre Größe und langsamen Teilungsschritt bemerkbar. Beim Nauplius findet sich die Genitalanlage als kleine, paarige Zellengruppe (mitunter nur eine Zelle auf jeder Seite) jederseits vom Darm. Jede Gruppe nimmt durch Zellteilung ein wenig an Größe zu und rückt an der Seite des Darms dorsalwärts, wo sich die beiderseitigen Gruppen vereinigen.

Die Schwierigkeit der Zurückführung der Genitalorgane bei den Euphausiden auf die großen *E*-Zellen besteht hauptsächlich darin, daß die Zellen im Nauplius- und Metanaupliusstadium sehr an Größe verlieren und daher schwer von dem ziemlich gleichartigen Zellenmaterial unterschieden werden können. Aus diesem Grunde setzte sich in mir die vorgefaßte Meinung fest, daß beide *E*-Zellen das gleiche Schicksal hätten und vollkommen in der Bildung von Entoderm aufgingen. Ein Punkt, der mir dabei die größten Schwierigkeiten machte, war, daß ich in verschiedenen Präparaten, trotz reichlich vorhandenen Entoderms, zwei große Zellen, die vermeintlichen *E*-Zellen, fand. Ich versuchte dieses durch eine teloblastische Entwicklungsweise des Entoderms zu erklären.

Die Erklärung, zu der ich jetzt gekommen bin, scheint mir alle Schwierigkeiten in ungezwungener Weise zu beseitigen. Ich nehme an, daß nur eine der *E*-Zellen rein entodermalen Charakters sei, d. h. vollkommen in der Bildung von Entoderm

aufginge, während die andre bei einem bedeutend verlangsamten Teilungsschritt die ersten Geschlechtszellen zu liefern hätte. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, daß diese zweite Zelle durch eine anfängliche Teilung vorher auch Entodermmaterial abgestoßen haben könnte.

Für die Richtigkeit meiner Annahme sprechen folgende Wahrscheinlichkeitsbeweise: ich erwähnte schon in meiner früheren Arbeit, daß von vornherein, sobald die beiden *E*-Zellen gesondert auftreten, sie durch ihr verschiedenes Aussehen individualisiert seien. Die E_2-Zelle ist etwas größer und zeichnet sich durch eine größere Plasmamenge aus. Durch dieses verschiedene Aussehen lassen sich die beiden *E*-Zellen bis in das späte Gastrulastadium leicht voneinander unterscheiden. Es liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß Zellen, die konstant längere Zeit hindurch so ungleich aussehen, auch ein verschiedenes Schicksal haben. Die mit mehr Dotter beladene Zelle würde dann wohl die Stammutter der Urgenitalzellen darstellen.

Die Schwierigkeit der Erklärung des gemeinsamen Vorkommens zweier großer Zellen, bei reichlich entwickeltem Entoderm, kann jetzt, ohne die etwas gezwungene Annahme einer Teloblastennatur der *E*-Zellen, einfach durch die Deutung beseitigt werden, daß die eine *E*-Zelle schon in der Bildung von Entoderm aufgegangen ist, während die andre, d. h. die Urgenitalzelle, sich gerade in zwei Zellen geteilt hat.

Ein besonders schwerwiegender Beweis hierfür ist das oben besprochene Präparat einer Gastrula, in der nur ein großer *E*-Zellkern vorhanden ist, dessen Erklärung mir sonst die größten Schwierigkeiten bereitete (Taf. XV, Fig. 10 *G*). Zwanglos ergibt sich jetzt, daß diese Zelle die Urgenitalzelle ist, während die andre *E*-Zelle sich in kleinere Entodermzellen geteilt hat (Taf. XV, Fig. 5 *e*).

Für die angenommene Erklärung lassen sich auch Analogien bei andern Krebsen finden, bei *Moina* (Grobben, 1879) und *Cyclops* (Häcker, 1892, 1895, 1897).

Ich will nun die Entwicklung der Geschlechtsorgane von ihrem ersten Auftreten an zusammenhängend und chronologisch schildern.

Im Stadium von 16 Zellen ist das Material der Genital- und Entodermzellen noch in einer großen Zelle (früher mit E = $d^{2.2}$ bezeichnet) vereinigt. Im nächsten Stadium von 32 Zellen teilt sich diese Zelle in zwei ihrem Aussehen und Schicksal nach verschiedene Zellen, die ich jetzt mit *E* (im spezielleren Sinne) und *G*, als Urentoderm- und Urgenitalzelle bezeichnen möchte. Beide Zellen sinken vom nächsten Stadium ab immer mehr in die Tiefe, wodurch die Gastru-

lation vor sich geht. Im Innern der Gastrula teilt sich die *E*-Zelle mehreremal und liefert Entoderm, während die *G*-Zelle fürs erste ungeteilt liegen bleibt, event. erst, nachdem sie auch einen Beitrag zum Entoderm beigesteuert hat. Nach einiger Zeit teilt sich auch die *G*-Zelle einmal, und es sind wieder für den Rest des Gastrulastadiums zwei große Zellen, und zwar beides Genitalzellen, vorhanden, ein Zustand, den ich durch zahlreiche Präparate belegen kann. Beim Auftreten der Extremitätenanlagen in Form seitlicher Furchen liegen die beiden Genitalzellen nicht allzuweit von der Oberfläche in der Gegend des nunmehr vollkommen geschlossenen Urmundes genau in der Sagittalebene. Die Gegend des Urmundes wird durch die im Halbkreis um ihn liegenden großen Zellen, die Abkömmlinge der beiden Mesenchymzellen gekennzeichnet (Taf. XVI, Fig. 13 und 14). Da die Kerne der Genitalzellen nicht nur durch ihre Größe, sondern auch durch die schöne Ausbildung des Knäuelstadiums auffallen, habe ich sie mit Immersion noch einmal gezeichnet und in Taf. XX, Fig. 77 abgebildet. Man sieht, daß an beiden Kernen Astrosphären aufgetreten sind und daß eine Teilung nahe bevorsteht. Ein gut geführter sagittaler Längsschnitt, wie in Taf. XV, Fig. 9, muß natürlich beide Zellen auf einmal treffen. Einen glücklichen Zufall kann ich es nur nennen, daß ich ein Präparat besitze, welches die direkte Fortsetzung des in Fig. 77 begonnenen Vorganges darstellt. Fig. 78 ist einer Schnittserie durch ein Ei entnommen, das äußerlich nicht die geringsten Unterschiede von dem eben beschriebenen aufwies und von dem ein Schnitt schon in Taf. XVI, Fig. 14 abgebildet ist. Man erkennt, daß die in Fig. 77 eingeleitete Teilung der beiden Genitalzellen hier im vollsten Gange ist. Man hat hier also diesen äußerst seltenen und schwer zu beobachtenden Vorzug sozusagen direkt vor Augen. Das nächste Stadium mit vier Genitalzellen stellt Fig. 79 dar. Auch dieser Querschnitt entstammt einem Embryo mit noch ungespaltener Extremitätenanlage.

Im jugendlichen Naupliusstadium lassen sich die Genitalzellen leicht auffinden. Sie liegen am Hinterende, der Ventralseite genähert (Taf. XVI, Fig. 20 *g*). Man kann gewöhnlich deutlich eine paarige Anordnung der großen Kerne beobachten. Mir scheint, daß merkwürdigerweise vorübergehend ein Stadium von sechs Zellen durchlaufen wird. Wahrscheinlich liegt das daran, daß einige Zellen sich langsamer teilen. So sieht man auf dem Längsschnitt Taf. XVI, Fig. 15, daß eine Zelle in der Teilung der andern ein wenig voraus ist. Da sich in dieser Gegend auch reichlich Mesoderm befindet, so

fällt es schon jetzt mitunter ziemlich schwer, die verschiedenen Elemente mit Sicherheit zu unterscheiden.

Besonders schwierig ist dieses aber beim alten Nauplius, weil bei ihm durch die Entwicklung der Ganglienkette und die Anlage der Metanaupliusextremitäten auf der Ventralseite eine starke Zellvermehrung stattgefunden hat, und sich hier infolgedessen so zahlreiche, ziemlich gleichartige Zellen befinden, daß eine genaue Diagnostizierung unmöglich wird. Jedenfalls scheint in diesem Stadium eine Abnahme der Genitalzellen an Zahl und eine Verlagerung mehr nach vorn stattzufinden. Beim Metanauplius gelang es mir, sie wieder aufzufinden, und zwar in geringer Zahl rechts und links vom vorderen Abschnitt des Mitteldarms, noch immer nahe der Ventralseite. Immerhin gelingt auch hier das Auffinden der Genitalzellen nur auf äußerst günstigen Präparaten.

Deutlicher treten die Zellen schon im Calyptopisstadium auf. Die Anlage besteht hier aus wenigen Zellen jederseits vom Mitteldarm, die sich aber kaum von benachbarten Zellen mit ähnlichen, großen Kernen, z. B. Leberzellen, unterscheiden lassen, so daß sie mir lange Zeit ganz entgangen waren, obgleich ich Hunderte Schnitte daraufhin untersucht hatte. Auf Querschnitten sieht man zwei Bindegewebsstränge, die seitlich ventral beginnen und nach der Dorsalseite zu konvergieren. In ihrem Verlauf, mehr dorsal als ventral, liegen nun die Genitalzellen.

Erst im Furciliastadium treten die Genitalzellen so weit deutlich auf, daß man sie unschwer auf jedem Präparat finden kann, wenn man erst genau über ihre Lage orientiert ist. Sie sind jetzt bedeutend mehr nach der Dorsalseite gerückt und liegen über dem Darm und sämtlichen Leberdivertikeln. Taf. XX, Fig. 66 *g* zeigt einen Schnitt durch dieses Stadium. Die beiden nur aus zwei Zellen bestehenden Anlagen liegen noch getrennt, nur durch einen dicken Bindegewebsstrang verbunden. Mitunter sind auch Zellgrenzen zwischen den großen Kernen sichtbar.

Zur Lage dieser Zellgruppen sei noch folgendes bemerkt. Wenn man eine Querschnittserie von vorne nach hinten durchmustert, so findet man die Genitalzellen unmittelbar nach dem blinden Ende des am meisten dorsalwärts gelegenen Leberdivertikelpaares. Sie liegen also im Winkel, den die ventrale, vordere Herzwand mit der dorsalen Wand des Mitteldarms bildet (Taf. XIX, Fig. 62 *g*). Ein ganz genau geführter, medianer Längsschnitt dürfte sie daher eigentlich nicht treffen, wohl aber ein Schnitt, der etwas neben der Mittellinie liegt, z. B. Fig. 67, ein Nachbarschnitt von Fig. 62.

Wie bei andern Krebsen, so findet auch bei den Euphausiden eine Vereinigung der anfangs getrennten Genitalanlagen in der dorsalen Mittellinie statt. Taf. XX, Fig. 70 *g*, die einen Querschnitt durch eine Furcilia von *Nyctiphanes* darstellt, zeigt uns das Resultat dieses Vorganges. Es hat eine Vermehrung der Zellen stattgefunden, die, wie aus der Kernteilungsfigur zu sehen ist, noch andauert. Die ganze Gruppe wird von Mesodermzellen umwachsen (*bg*), die die spätere Umhüllung der Genitalorgane bilden.

Es war nicht vorauszusehen, daß bei dem geringen Grade der Entwicklung der Geschlechtsorgane im Furciliastadium die Ausfuhrwege für die Geschlechtsprodukte einen hohen Grad der Differenzierung aufweisen würden. Tatsächlich fand ich auch nur Andeutungen für ihre Anlage, die ich aber dennoch als solche ansprechen möchte.

Ich erwähnte schon, daß Darm und Leberschläuche sowohl vor wie hinter dem Herzen von einer gemeinsamen dorsalen Bindegewebshülle, der Somatopleura, bedeckt seien. Am Ende des Thorax fand ich nun zwei Stränge (manchmal auch nur einen), die seitlich vom Darm von der Unterseite der Somatopleura entspringen, nach der ventralen Mittellinie zu divergieren und, indem sie den Darm umfassen, sich unter ihm zu einem gemeinsamen Strang vereinigen, der sich bis in die Ganglienkette hinein verfolgen läßt. Der gemeinsame Endstrang liegt an der Grenze zwischen Thorax und Pleon, dicht vor der Stelle, wo sich die großen, seitlichen Muskelmassen beim Beginn des Pleon in der Mitte vereinigen. Taf. XX, Fig. 69 *ag* zeigt die paarigen Stränge, Fig. 68 den unpaaren Endstrang (*u.ag*).

Ich glaube nun, daß dieses ganze System von Strängen nichts anderes als die Anlage der Ausfuhrwege für die Geschlechtsprodukte ist, obgleich ich ein Lumen nur einmal nachweisen konnte. Die Lage der Stränge an der Grenze zwischen Thorax und Pleon würde sehr gut den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, da bekanntlich bei den Malacostraken die Mündung der Genitalorgane im weiblichen Geschlecht im sechsten, beim männlichen im achten, also letzten Thoracomer liegt. Daß die paarigen Stränge sich zu einem unpaaren vereinigen und mithin keine paarigen Ausfuhrwege vorhanden zu sein scheinen, fällt wohl auch nicht schwer ins Gewicht, denn im unpaaren Endstück können natürlich sich auch zwei nahe beieinander liegende Lumina entwickeln. Auch bei anderen nahe verwandten Arten liegen die Mündungen der Geschlechtswege dicht nebeneinander. Von *Stylocheiron* sagt GIESBRECHT (12. 1913): »Die Oviducte gehen im sechsten Thoracomer laterad ab und münden in diesem Segment

nahe der Mediane«, und »die Vasa deferentia münden in einem medianen Ventralspalt des achten Thoracomers« (IV. Bd., S. 190).

Da ich in manchen Präparaten den sonst paarigen Strang nur auf einer Seite fand, so könnte man vermuten, es hier vielleicht doch mit einem Blutgefäß, und zwar der dorso-ventral verlaufenden Arteria descendens, zu tun zu haben. Nun ist aber in jedem Fall die Arteria descendens ein unpaares Gefäß, das außerdem direkt vom Herzen entspringt. Nur bei den Dichelopoden gabelt sich die Arteria descendens vor dem Eintritt in das Bauchmark in zwei Äste. Der von mir beschriebene Strang hat aber die Form eines aufrechten Y, während die Arteria descendens bei den Euphausiden gerade die umgekehrte Lage Y aufweist. Ich glaube daher, daß das einseitige Auftreten des paarigen Stranges wohl nur auf zufällige Fehler im Präparat, oder vielleicht auf eine nicht gleichzeitige Entwicklung auf beiden Seiten zurückzuführen ist.

Nun bliebe noch die Frage übrig: stehen die beobachteten Stränge tatsächlich mit der Anlage der Geschlechtsorgane in Verbindung? Die Frage, in so striktem Sinn gestellt, kann nicht ohne weiteres bejaht werden. Ein Rohr oder ein von den Genitalorganen nach hinten zu den erwähnten paarigen Strängen verlaufender Strang konnte nicht beobachtet werden. Wohl aber finde ich Andeutungen dafür, daß sich an dieser Stelle ein Strang und später aus diesem wohl ein Rohr entwickeln wird. Verfolgt man eine Querschnittserie von der Anlage der Genitalorgane an bis zum Auftreten der paarigen Stränge, d. h. durch etwa 20 Schnitte von 10 μ, so kann man sich unschwer davon überzeugen, daß rechts und links von der Mittellinie unter der Somatopleura sich eine Zellreihe befindet, die die beiden genannten Punkte vereinigt. Die Zellen dieser Reihe unterscheiden sich ohne weiteres sowohl von den flachen, dem Darm oder den Leberschläuchen dicht angeschmiegten Zellen der Splanchnopleura, wie von den Elementen des Hautfaserblattes. Eine kontinuierliche Zellenreihe oder ein richtiger Zellstrang liegt fürs erste noch nicht vor: die Zellen liegen noch in geringen Abständen voneinander. Ich glaube nun, daß bei der weiteren Entwicklung durch Zellteilung aus der unterbrochenen Zellenreihe sich sehr bald ein unterbrochener Strang und in diesem ein Lumen entwickeln wird. Damit wäre dann die Verbindung der Genitalorgane mit der Außenwelt hergestellt. — Ich erinnere hier, wie schon oben erwähnt, daß auch Krimmel (l. c.) bei *Diaptomus* die Entstehung der Genitalgänge aus Zellsträngen beobachtet hat.

Seitdem man gelernt hat, die Tierwelt als das Resultat eines lange andauernden und heute noch nicht abgeschlossenen Entwicklungsprozesses anzusehen, ist das Studium der vergleichenden Embryologie eines der wichtigsten Hilfsmittel bei allen Versuchen der Aufstellung eines natürlichen Systems und einer Phylogenese von Tiergruppen geworden. Der fruchtbare Gedanke, daß jede Tierart in ihrer individuellen Entwicklung zum Teil Wege durchläuft, die auch die Urform in ihrer Umbildung zum heutigen Aussehen beschritten hat, hat viel zum Verständnis der Entwicklungsgeschichte beigetragen, wenn auch das einseitige Betonen der Wichtigkeit jeglicher embryonaler und larvaler Formen mitunter auf Abwege führte. Der morphologisch reich gegliederte Krebsstamm bot mit seiner großen Zahl vielgestaltiger Larven reiches Material für phylogenetische Spekulationen. Die bei den meisten Entomostraken vorkommende primitive Larvenform des Nauplius, die von FRITZ MÜLLER auch für einen Malacostraken (*Penaeus*) nachgewiesen wurde, veranlaßte diesen Forscher (24, 1864) im Naupliusstadium die hypothetische Urform der Krebse zu sehen. Vor allen Dingen war es DOHRN (11, 1871), der diesen Gedanken weiter ausarbeitete und die Urform des Nauplius mit Hilfe von Zwischenstadien einer *Archizoëa*, *Zoëa* und andrer in Verbindung mit den Phyllopoden zu bringen suchte. DOHRN ging noch weiter als MÜLLER, indem er die *Zoëa* nicht nur als Stammform der Malacostraken, sondern auch als Entwicklungsstufe für alle Crustaceen in Anspruch nahm. Während die Unhaltbarkeit dieser Ansicht von CLAUS (10, 1876) nachgewiesen und der *Zoëa* die ihr zukommende Stellung als secundär abgeänderter Larvenform angewiesen wurde, blieb die Idee der Ableitung des Crustaceenstammes von phyllopodenähnlichen Vorfahren siegreich bestehen. Auch der Nauplius verlor seinen Nimbus als Urform der Crustaceen, nachdem HATSCHEK (19, 1878) in konsequenter Verfolgung der DOHRNschen Ideen den Übergang von phyllopodenähnlichen Vorfahren der Krebse zu den Anneliden fand. So wie die Vorfahren der Krebse unter anneliden-ähnlichen Tieren zu suchen sind, so ist der Nauplius auf die Larvenform der Anneliden, die *Trochophora*, zu beziehen, in welcher indes schon Krebscharaktere ausgeprägt sind. Nach der heutigen Auffassung, wie sie GIESBRECHT (12, 1913) präzisiert, ist »der Nauplius der Crustaceen daher zwar nicht palingenetisch, als Wiederholung der Geschlechtsform der Protostraken, wie man meinte, wohl aber als Wiederholung ihrer jüngsten Larvenform anzusehen. Das Vorkommen dieser typischen Larvenform ist von besonderem Interesse, weil ja nicht nur

zahlreiche Entomostraken, sondern auch einige Malacostraken in ihrem Entwicklungsgang dieses Stadium durchlaufen. Das Auftreten eines freischwimmenden Nauplius bei Decapoden und seine Weiterentwicklung wurde von Müller (24, 1864) für *Penaeus* und für *Lucifer* besonders von Brooks (6, 1882) eingehend geschildert. Von großer Wichtigkeit war schließlich der Nachweis, daß auch die Malacostrakenfamilie der Euphausiden, die manche ursprüngliche Züge aufweist, ein Napliusstadium (Metschnikoff) und eine durch zahlreiche Häutungen vermittelte Metamorphose durchläuft. Nach Boas (4, 1883) sind die Euphausiden »diejenige Malacostrakengruppe, welche den Phyllopoden im ganzen am nächsten steht« (S. 486). Zu den Decapoden stehen sie durch die ähnliche primitive Entwicklung von *Penaeus* und *Lucifer* im ganzen noch in näheren Beziehungen, obgleich die Verwandtschaft keine sehr innige ist. Recht entfernt ist dagegen die Verwandtschaft der Mysidaceen mit den Decapoden. Giesbrecht (ibd.) nimmt an, daß die Vorfahren der Malacostraken sich in vier Zweige gespalten hätten, von denen einer — die Protothoracostraken — wieder vier Gruppen (*Sympoda, Schizopoda, Dichelopoda, Decapoda*) den Ursprung gegeben hätte. Eine engere Verwandtschaft dürfte die Dichelopoden (= Euphausiden), Schizopoden und Decapoden umschließen.

Wenn die Euphausiden schon infolge ihrer komplizierten Larvenentwicklung und sonstiger primitiver Merkmale wegen zu den ursprünglichen Krebsformen gerechnet werden müssen, die sicher manches gemeinsame Merkmal mit der Stammform haben, so glaube ich, auch in der Embryonalentwicklung einiges gefunden zu haben, das für ihre Ursprünglichkeit spricht.

Geringe Mengen gleichmäßig verteilten Nahrungsdotters und daraus folgende, totale und möglichst äquale Furchung, können im allgemeinen als Zeichen eines ziemlich ursprünglichen Furchungstypus gelten. Der reichlicher vorhandene Nahrungsdotter beim Euphausidenei scheint einer Zuzählung dieser Eier zu den primitiveren zu widersprechen. Die einsetzende Furchung zeigt aber, daß die Dottermassen mühelos vom Plasma überwunden werden, so daß die Furchung bis zum Stadium von 16 Zellen inklusive fast den Eindruck einer äqualen macht. Die späteren Stadien lassen die Größendifferenzen einiger Zellen immer deutlicher zu Tage treten, und sobald man erst auf sie aufmerksam geworden ist, fällt es nicht schwer, geringfügige Differenzen auch bis in die ersten Stadien, d. h. bis zu zwei Blastomeren zurückzuverfolgen. Lange Zeit stand *Lucifer* (Brooks)

als Typus rein totaler und äqualer Furchung ganz vereinzelt da (KORSCHELT und HEIDER, 1. Aufl.). Wenn auch die Furchung des Euphausideneies nicht diesem Typus zugezählt werden kann, so werden wir sie doch als totale und fast äquale ihm unmittelbar an die Seite setzen können. Hervorheben möchte ich noch die auffallende Regelmäßigkeit der Furchung auch in späteren Stadien, angefangen von 16 Zellen bis hoch hinauf ins Gastrulastadium, wo alle Zellen, mit Ausnahme der frühzeitig sich differenzierenden Urentoderm- und Mesenchymzellen, von überraschender Gleichmäßigkeit sind.

Da wir die Crustaceen von anneliden-ähnlichen Vorfahren ableiten und die charakteristische Larvenform der Krebse auf die Annelidentrochophora beziehen, so ist es konsequent, in solch einem Vergleich noch weiter zurückzugehen und bei gewissen ursprünglichen Formen auch schon während der Furchung nach Analogien zu suchen. Tatsächlich ist auf diesem Gebiet noch wenig bekannt. Die Untersuchungen von BIGELOW über *Lepas* zeigen, daß in den ersten Furchungsstadien eine gewisse Übereinstimmung mit den von CHILD (9, 1900) für *Arenicola* festgestellten Vorgängen besteht. Nun habe ich schon darauf hingewiesen, daß sich bei der Furchung von *Lepas* und der Euphausiden eine ganz überraschende Ähnlichkeit zeigt, worin sich natürlich dann eine gewisse Annäherung an den Annelidentypus ausspricht.

Bekanntlich ist für die Arthropoden der superficielle Furchungstypus besonders charakteristisch. Doch ist jetzt schon eine ganze Reihe von Crustaceen bekannt, deren Eier sich total furchen, z. B. *Branchipus*, *Lucifer*, *Chondracanthus*, *Lepas*, manche frei lebende Copepoden und schließlich auch die Euphausiden. Bei den letzteren erfolgt aber die Furchung entschieden nach dem Spiraltypus, worauf ich schon früher hingewiesen habe. Unter den Holoblastiern folgen diesem Typus die Polycladen, Nemertinen, viele Mollusken und besonders die Polychaeten. Der Spiraltypus ist zwar bei den Euphausiden nicht annähernd so typisch und deutlich ausgeprägt wie bei den Anneliden und Mollusken, ist aber trotzdem an der Stellung der Spindeln erkennbar. Man sieht dieses unter anderm beim Vergleich der Furchungsbilder Fig. 7, 10 und 17 meiner früheren Arbeit, welche Eier von 8, 16 und 32 Zellen von derselben Seite gesehen darstellen. Da in meinen Zeichnungen der animale Pol nach unten gekehrt ist, so bekommt man eine klare Vorstellung, wenn man die Tafel umgekehrt betrachtet. Man erkennt dann, daß der Übergang von acht zu 16 Zellen durch eine läotrope, von 16 zu 32 durch eine dexiotrope Tei-

lung zustande gekommen ist. Das würde übrigens auch mit *Arenicola* übereinstimmen und weist, wie auch später zu beobachten, auf das strenge Befolgen der Alternanzregel hin. Erschwerend bei der Feststellung, ob die Teilung dexiotrop oder läotrop erfolgt, wirkt übrigens der Umstand, daß das Achterstadium aus zwei ineinander geschobenen, nicht ganz geschlossenen Ringen aus je vier Zellen besteht, wobei die Spindeln in den Zellen des einen Ringes fast senkrecht zu den Spindeln des andern Ringes stehen. Es haben daher einige Spindeln, bei senkrecht stehender vegetativ-animaler Achse, eine fast horizontale Lage und sind von fast senkrecht stehenden Spindeln begrenzt (Furchungsbild Fig. 7), was sich ja auch noch an späteren Stadien erkennen läßt (Furchungsbild 23). Trotzdem sieht man auch an diesem letzteren Bilde, daß der Übergang von 32 zu 64 Zellen durch läotrope Teilung erfolgte, was ja nach dem oben Gesagten auch zu erwarten war.

Die Furchung der Crustaceeneier ist, soweit superficielle in Betracht kommt, der nicht determinativen Entwicklungsweise zuzurechnen. Der determinative Charakter einiger holoblastisch sich entwickelnder Formen ist zuerst durch die Arbeiten Grobbens über *Moina* und *Cetochilus* (1879, 1881) bekannt geworden, denen sich nachher Untersuchungen einiger andrer Formen, hauptsächlich aus der Gruppe der Entomostraken anschlossen. Unter den Malacostraken ist die Zahl noch geringer, so daß Korschelt und Heider in der neuen Auflage ihrer vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere nur die Untersuchungen von Brooks über *Lucifer* und von Sars und mir über *Euphausia* anführen. Der spirale Furchungstypus und der determinative Charakter der Entwicklung der Euphausiden sind entschieden Momente, die eine gewisse Beziehung zur Annelidenentwicklung erkennen lassen.

Je nachdem das Mesoderm dem primären Ectoderm oder dem Entoderm entstammt, unterscheiden Korschelt und Heider (ibd.) Ectomesoderm und Entomesoderm. Seiner Entstehung nach empfehlen sie beim letzteren fünf Typen auseinanderzuhalten: 1. die teloblastische Mesodermstreifenbildung, 2. die secundäre oder abgeleitete Mesodermstreifenbildung, 3. die Enterocölbildung, 4. die Cölombildung, 5. die mesenchymatische Cölombildung. Zum ersten Typus rechnen sie »die Entstehung paariger Mesodermstreifen von zwei Mesodermzellen aus, wie sie sich bei Anneliden und Mollusken u. a. vorfindet«. Zum zweiten Typus gehören alle jene Fälle, »bei denen paarige Mesodermstreifen angelegt werden, ohne daß Urmesodermzellen

in Frage kämen. Es sind dies immer Fälle, die offenbar als secundäre Modifikationen des ersterwähnten Typus zu betrachten sind, insofern sie sich bei Formen vorfinden, welche sich von Anneliden oder Mollusken ableiten lassen. Hierher gehört die Mesodermbildung der meisten Arthropoden und die der Cephalopoden«.

Wenn auch die Entstehung des Mesoderms bei den Euphausiden weder dem einen noch dem andern Schema genau entspricht, so bin ich doch der Ansicht, daß sie mit dem ersten Typus die allermeiste Ähnlichkeit hat und daher auch hierin wieder eine Annäherung an die Anneliden zu finden ist.

Die Frage über einen einfachen oder mehrfachen Ursprung des Mesoderms bei den Crustaceen und seine Beziehungen zum Mesoderm der Anneliden ist von PEDASCHENKO (26, 1898) unter Heranziehung der einschlägigen Literatur eingehend behandelt worden. Er wirft die Frage auf, ob bei den Crustaceen, ähnlich wie bei den Anneliden, zwei Quellen des Mesoderms zu unterscheiden sind, d. h. primäres Mesoderm, das bei den Anneliden unmittelbar aus dem Ectoderm hervorgeht, und secundäres, das aus einem Paar Urmesodermzellen entsteht. Für *Lernaea* kommt er zum Schluß, daß es nur eine Quelle der Entstehung des Mesoderms gibt, nämlich »die besonders großen Blastomeren am Rande des Blastoporus«. Bei den Krebsen überhaupt lassen sich die beiden Mesodermarten schwer unterscheiden. »Sie werden beide durch eine Gruppe von Teloblasten dargestellt, unter denen man keine Unterschiede wahrnehmen kann, obgleich solche wohl vorhanden sein mögen« (S. 99).

Wie verhält es sich nun damit bei den Euphausiden? Das Mesoderm entsteht hier aus einem Kranz von Zellen, die eng den Blastoporus umschließen und außerdem aus zwei größeren Zellen, die median und symmetrisch an der ventralen Urmundlippe gelegen sind und direkt an die Kranzzellen anstoßen. Liegen hier nun zwei Mesodermquellen vor oder ist das Ganze als ein einheitlicher, um den Blastoporus herumliegender Komplex von Zellen aufzufassen? Der Lage nach wäre letzteres wohl möglich, nicht aber dem ganzen Verhalten und dem späteren Schicksal nach. Schon die verschiedene Größe der Kranz- und der *M*-Zellen und auch ihrer Abkömmlinge spricht dagegen. Sodann aber der schon früher erwähnte so auffallend verschiedene Teilungsschritt und schließlich das spätere Schicksal ihrer Derivate. Während die Abkömmlinge der Kranzzellen die Entodermzellen umhüllen und später die Umhüllung des Darmes und andres Bindegewebe liefern, entsteht aus den Nachkommen der *M*-Zellen

wohl hauptsächlich Muskulatur. Ich glaube es wahrscheinlich gemacht zu haben, daß die *M*-Zellen diejenigen Urmesodermzellen sind, von denen sich im Naupliusstadium zwei divergierende Mesodermstreifen nach vorne erstrecken. Hier hätten wir dann, wenn auch in nicht sehr ausgesprochener Form, »die Entstehung paariger Mesodermstreifen von zwei Urmesodermzellen aus« und damit wieder eine Annäherung an die Annelidenentwicklung.

Es liegt nun nahe, den letzten Schritt zu tun, und die *M*-Zellen, bzw. ihre Mutterzelle der Zelle $4d$ in der Annelidenentwicklung gleichzusetzen. Die Zelle $4d$ wird nach Abschnürung dreier Ectomerenquartette von der Macromere $3D$ abgeteilt, die dadurch in die Macromere $4D$ und die Micromere $4d$ zerlegt wird. Die Zelle $4d$ ist die Mutterzelle der Urmesodermzellen, welche das Material für die Mesodermstreifen geben. Da die Macromeren $4A$ bis $4D$ Entoderm liefern, so ist $4d$ auch dem primären Entoderm zuzurechnen. Die Abtrennung der Zelle $4d$ erfolgt beim sechsten Teilungsschritt, d. h. beim Übergang von 32 zu 64, wobei manchmal z. B. bei *Arenicola* (CHILD, ibd.) $3D$ in der Teilung vorauseilt. Bei den Euphausiden sind nach der sechsten Teilung schon zwei gesonderte Urmesodermzellen vorhanden, die erst in der großelterlichen Generation zusammengehörten. Die Urmesodermzellen teilen sich außerdem langsamer als die übrigen Zellen. Es herrschen ja überhaupt auch bei der Abschnürung der $4d$-Zelle bei Anneliden und Mollusken zeitliche Verschiedenheiten. So teilt sich $3D$ bei *Trochus* (ROBERT, 28, 1903) verspätet, während sie sich bei den meisten Mollusken, wie auch bei *Arenicola*, früher teilt. Es ist daher auf das frühere Auftreten der Stammzelle der Urmesodermzelle bei den Euphausiden vielleicht nicht so großes Gewicht zu legen. Das Wesentliche der $4d$-Zelle bei den Anneliden und Mollusken scheint mir doch zu sein, daß sie vor kurzem mit den Zellen in Verbindung stand, die nachher Entoderm liefern, und daher selbst einen gewissen Entodermcharakter trägt, ja sogar selbst in manchen Fällen in Form von Enteroblasten einen Beitrag zum Entoderm liefert. (*Nereis*, WILSON, 38, 1892, *Physa*, WIERZEJSKI, 37, 1906.) Und dieses trifft für die Euphausiden vollkommen zu. Die Zelle $d^{2\cdot 1}$, d. h. die großelterliche Zelle der beiden *M*-Zellen, ist die Schwesterzelle von $d^{2\cdot 2} = E$, d. h. derjenigen Zelle, die das gesamte Entodermmaterial enthält. $d^{2\cdot 1}$ zerfällt in $d^{2\cdot 1\cdot 1}$ und $d^{2\cdot 1\cdot 2}$, von denen jede eine dem vegetativen Pol näher gelegene Kranzzelle und eine Urmesodermzelle liefert. Die Kranzzellen liefern aber ihrerseits auch Mesoderm. Auch dieses scheint mir kein besonders schwerwiegender Unterschied von den Anneliden

zu sein, bei denen ja die von den Urmesodermzellen noch abgeschnürten Micromeren zum Entoderm beisteuern. Dieses ist nämlich nicht ausnahmslos der Fall, da einige Micromeren bisweilen »ihrem Schicksale nach dem Mesoderm zugerechnet werden müssen« (KORSCHELT und HEIDER, S. 114).

Die vorgebrachten Tatsachen und Erwägungen zeigen jedenfalls, daß die Euphausiden, als den Phyllopoden nahe stehende Krebsgruppe, auch in ihrer Embryonalentwicklung manche Züge aufweisen, die auf die gemeinsame Stammform, die Anneliden, hindeuten.

Riga, im Juli 1914.

Literaturverzeichnis.

1. BERGH, Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. Zur Bildungsgeschichte des Keimstreifens von Mysis. Zool. Jhb. Abt. Anat. Bd. VI. 1893 und Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.
2. BIGELOW, M. A., On the early development of Lepas fascicularis. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.
3. — The early development of Lepas. A study of cell-lineage and germlayers. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. XL. 1902.
4. BOAS, Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraken. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
5. BROOK and HOYLE, The Metamorphosis of British Euphausiidae. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XV. 1887—1888.
6. BROOKS, Lucifer, a study in morphology. Phil. Trans. London. Vol. CLXXIII. 1882.
7. BULLAR, I. F., On the development of the Parasitic Isopods. Phil. Trans. CLXIX. 1879.
8. BUTSCHINSKI, Zur Entwicklungsgeschichte der Mysiden. Mémoires soc. nat. Nouv. Russie (russisch). T. XV. 1890.
9. CHILD, The early development of Arenicola and Sternaspis. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX. 1900.
10. CLAUS, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.
11. DOHRN, Geschichte des Krebsstammes. Jen. Zeitschr. Bd. VI. 1871.
12. GIESBRECHT, Crustacea. LANG, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. 1913.
13. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II. 1879.
14. — Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III. 1881.
15. GROOM, Early development of Cirripedia. Phil. Trans. London. Vol. CLXXXV, B. 1894.

16. Häcker, Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. mikr. Anat. XXXIX. 1892.
17. — Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVI. 1895.
18. — Die Keimbahn von Cyclops. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
19. Hatschek, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.
20. Krimmel, Ottilie, Chromosomenverhältnisse in generativen und somatischen Mitosen bei Diaptomus coeruleus nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane. Zool. Anz. 1910. Bd. XXXV.
21. Lang, Die Dotterfurchung von Balanus. Jen. Zeitschr. Bd. XII. 1878.
22. Metschnikoff, Über ein Larvenstadium von Euphausia. Zeitschr. Wiss. Zool. XIX. 1869.
23. — Über den Naupliuszustand von Euphausia. Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. XXI. 1871.
24. Müller, Fritz, Für Darwin. Leipzig 1864.
25. Nusbaum, J., L'embryologie de Mysis Chamaeleo. Arch. d. Zool. expérimentale. 2me sér. Vol. V. 1887.
26. Pedaschenko, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis. Tr. Soc. Imp. Nat. Pétersb. XXVI. 1898 (russisch).
27. Reichenbach, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebses. Abhandl. Senkenberg. Nat. Gesellsch. Frankfurt. Bd. XIV. 1888.
28. Robert, Recherches sur le développement des Troques. Arch. Zool. expér. T. X. 1903.
29. Robinson, Margaret, On the development of Nebalia. Quart. Journ. of micr. Science. Vol. L. 1906.
30. Sars, G. O., On the propagation and early development of Euphausiidae. Arch. Math. Natur. Kristiania. Bd. XX. 1898.
31. Schimkewitsch, Sur les premières phases du développement du Chondracanthus. Rev. Sc. nat. St.-Pétersbourg. IV. 1893.
32. — Sur les premières stades du développement du Notopterophorus. Ibid.
33. — Studien über parasitische Copepoden. Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.
34. Taube, Erwin, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. I. Die Furchung des Eies bis zur Gastrulation. Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.
35. Urbanowitsch, Über die Entwicklung der Cyclopiden. Warschauer Universitätsnachr. 1885 (russisch).
36. Wagner, J., Einige Beobachtungen über die embryonale Entwicklung von Neomysis vulgaris, var. baltica, Czern. Tr. Soc. Imp. Nat. Pétersb. XXVI. 1896 (russisch).
37. Wierzejski, Embryologie von Physa fontinalis. Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. LXXXIII. 1906.
38. Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journ. Morph. Boston. Vol. VI. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit einem Reichertschen Mikroskop (Ocul. 3) und mit Hilfe eines Zeichenapparates entworfen worden: Fig. 62 mit Obj. 2, Fig. 42, 63, 65 mit Obj. 4, Fig. 77, 78 mit Obj. 3 und Ölimmersion, alle übrigen mit Obj. 6. Die Zeichnungen lagen in der Höhe des Objekttisches. Bei Längs- und Horizontalschnitten ist das Vorderende nach links gekehrt.

Abkürzungen:

A, Aorta;
abd. Gl., Abdominalganglion;
a.g., Ausfuhrwege der Genitalprodukte;
a.pl., Arteria pleica;
bl., Blastoporus;
Crb., Gehirn;
d, Darm;
d.d., dorsale Darmwand;
dr., drüsenähnliches Gewebe;
E, Urentodermzelle;
e, Entoderm;
E.T., Ectodermteloblast;
ex.a., Extremitätenanlage;
f, Fasermasse der Ganglienkette;
fcb., Anlage der Furcalborsten;
G, Urgenitalzellen;
g, Genitalanlage;
Gl., Ganglion;
Glk., Ganglienkette;
glz., Ganglienzellen;
h, Herz;
h.l., hintere Leberschläuche;
l.a., Leberanlage;
lf.st., Längsfalten im Stomodäum;
md., Mandibel;
md.mus., Muskulatur der Mandibeln;
m.ex., Metanaupliusextremität;
Ms., Mesenchymzellen;
msd., Mesoderm;
MT., Mesodermteloblasten;
mus., Muskel;
mx., Maxille;
mx.mus., Muskulatur der Maxillen;
o.l., Oberlippe;
plp., Pleopodien;
pr., Proctodäum;
R, Rostrum;
st., Stomodäum;
schl.com., Schlundcommissur;
spl., Splanchnopleura;
stpl., Somatopleura;
th.p., Thoracalpanzer;
u.l., Unterlippe;
u.a.g., unpaares Endstück der Ausfuhrwege für die Genitalprodukte;
v.l., vordere Leberschläuche;
vtl., Vitellophagen.

Tafel XV.

Fig. 1. Tangentialschnitt durch eine junge Gastrula.

Fig. 2 und 3. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch eine Gastrula in der Nähe des vegetativen Pols. Die Schnittrichtung steht senkrecht zur Symmetrieebene, aber geneigt zur vegetativ-animalen Achse. Mesenchymzellen ventral vom Urmund.

Fig. 4. Schnitt durch eine Gastrula. Einwanderung von Mesenchymzellen.

Fig. 5. Schnitt durch eine Gastrula, aus derselben Serie wie Fig. 2. Entodermzellen sind vom Mesoderm umschlossen.

Fig. 6. Ein andrer Schnitt aus derselben Serie.

Fig. 7. Schnitt durch eine andre Gastrula, in derselben Richtung wie Fig. 2. Blastoporus und Mesenchymzellen getroffen.

Fig. 8. Schnitt durch eine Gastrula, ungefähr parallel zur Grenzfläche zwischen E_1 und E_2. Einige Schnitte weiter folgt die andre E-Zelle.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein Ei mit Extremitätenanlagen. Urgenitalzellen.

Fig. 10. Schnitt durch eine Gastrula aus der Serie wie Fig. 2. Urgenitalzelle.

Fig. 11. Kombinationsbild aus vier aufeinanderfolgenden Schnitten durch eine Gastrula; ungefähr horizontal. Urgenitalzellen, Entoderm, Mesenchymzellen.

Fig. 12. Schnitt durch eine Gastrula, ungefähr horizontal; zwei Schnitte weiter folgt eine zweite große Kernplatte.

Tafel XVI.

Fig. 13 und 14. Querschnitte durch Eier mit Extremitätenanlage. Urgenitalzellen, Mesenchymzellen.

Fig. 15. Nauplius, Stadium I, längs, Hinterende; Urgenitalzellen.

Fig. 16*a* und *b*. Alter Nauplius, Übergang zum Metanauplius; medianer Längsschnitt.

Fig. 17. Ei mit Extremitätenanlage, quer. Aus derselben Serie wie Fig. 14.

Fig. 18. Ei mit Extremitätenanlage, quer. Aus derselben Serie wie Fig. 13.

Fig. 19. Hinterende eines jungen Nauplius, quer.

Fig. 20. Hinterende eines jungen Nauplius, quer; Genitalzellen.

Fig. 21*a* und *b*. Medianer Längsschnitt durch einen Nauplius, Stadium I.

Fig. 22. Längsschnitt durch einen Nauplius, Stadium II.

Tafel XVII.

Fig. 23. Längsschnitt durch einen Nauplius; Stadium I, etwas seitlich von der Mittellinie.

Fig. 24. Längsschnitt durch einen Nauplius; Stadium III.

Fig. 25—27. Drei Querschnitte durch einen Nauplius mit Anlage der metanauplialen Extremitäten.

Fig. 28 und 29. Zwei Querschnitte durch einen Nauplius, Stadium II; Fig. 28 nahe dem Hinterende, Fig. 29 durch die Mitte.

Fig. 30*a* und *b*. Längsschnitt durch einen Nauplius, Stadium I, etwas seitlich von der Mittellinie.

Fig. 31. Querschnitt durch das Vorderende eines Nauplius, Stadium II, Gehirn.

Fig. 32 und 33. Zwei Querschnitte durch einen Nauplius, Stadium III. Fig. 32 durch die Mitte; die Anlage von Metanaupliusextremitäten ist vorbereitet. Fig. 33 durch das Vorderende: erstes Auftreten der vorderen Leberschläuche; das Stomodäum ist angeschnitten.

Fig. 34. Metanauplius, Hinterende, längs. Hinterrand des Thoracalpanzers, Proctodäum.

Fig. 35. Horizontalschnitt durch einen Nauplius; Stadium II. Näher zur Ventralseite als Fig. 37.

Tafel XVIII.

Fig. 36. Horizontalschnitt durch einen Nauplius; Stadium II. Näher zur Dorsalseite als Fig. 35.

Fig. 37. Metanauplius, Vorderende quer; Stomodäum und Beginn der vorderen Leberschläuche.

Fig. 38 und 39. Zwei Querschnitte durch einen Nauplius, Stadium III. In Fig. 38 ist das Proctodäum angeschnitten; Urecto- und Mesodermzellen. Fig. 39 liegt acht Schnitte weiter nach vorne; Darmquerschnitt. Urectodermzellen. Beide Schnitte entstammen derselben Serie wie Fig. 32, 33.

Fig. 40. Metanauplius, Hinterende längs; nicht ganz median. Darm mit Splanchnopleura.

Fig. 41. Metanauplius, Ventralseite, horizontal.

Fig. 42. Metanauplius, medianer Längsschnitt.

Fig. 43—46. Metanauplius, Hinterende, längs. Fig. 43, 45, 46 annähernd median, Fig. 44 seitlich vom Darm. Urecto- und Mesodermzellen.

Fig. 47—54. Metanauplius. Acht Querschnitte derselben Serie in der Reihenfolge von vorne nach hinten.

Fig. 47 vorderes, blind geschlossenes Ende der Leberschläuche.

Fig. 48 vor dem Stomodäum; vordere Leberschläuche.

Fig. 49. Stomodäum.

Fig. 50. Mündung der hinteren Leberschläuche in den Darm.

Fig. 51. Hintere Leberschläuche.

Tafel XIX.

Fig. 52. Blind geschlossenes Ende der hinteren Leberschläuche.

Fig. 53 und 54. Hinterende des Mitteldarmes.

Fig. 55. Metanauplius, Vorderende, quer. Die Spitze des Stomodäums bei seiner Einmündung in den Mitteldarm ist angeschnitten.

Fig. 56. Metanauplius, quer. Aus derselben Serie wie Fig. 55. Einmündungsstelle der hinteren Leberschläuche in den Darm.

Fig. 57. Junger *Calyptopis*, horizontal. Leberschläuche.

Fig. 58 und 59. Übergang eines Metanauplius in das Calyptopisstadium. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte.

Fig. 60 und 61. Junger Calyptopis, quer. In Fig. 60 vordere Leberschläuche, Oberlippe; in Fig. 61 Beginn der hinteren Leberschläuche, Unterlippe.

Fig. 62. Furcilia mit allen Pleopodien, längs.

Fig. 63. Furcilia mit allen Pleopodien, quer. Herz; drei Paar hintere Leberschläuche.

Fig. 64. Furcilia mit allen Pleopodien, Abdomen, quer.

Tafel XX.

Fig. 65. Furcilia mit allen Pleopodien, Querschnitt gleich hinter dem Herzen, Beginn der Arteria pleica.

Fig. 66. Furcilia mit allen Pleopodien, Gegend des Herzens, quer. Genitalanlage.

Fig. 67. Furcilia mit allen Pleopodien, Gegend des Herzens, längs. Genitalzellen.

Fig. 68 und 69. Furcilia ohne Pleopodien, quer. Ausfuhrwege der Genitalprodukte.

Fig. 70. Furcilia von *Nyctiphanes*, quer. Genitalzellen.

Fig. 71. Furcilia mit allen Pleopodien. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch das Bauchmark, nach dem dritten Abdominalganglion.

Fig. 72. Furcilia. Querschnitt durch das vierte Abdominalganglion, aus derselben Serie wie Fig. 71.

Fig. 73. Furcilia mit allen Pleopodien, längs. Erstes und zweites Abdominalganglion.

Fig. 74. Furcilia mit allen Pleopodien, längs. Herz und Beginn der Arteria pleica.

Fig. 75 und 76. Furcilia, Oberlippe, längs. Fig. 75 seitlich von der Mittellinie, Fig. 76 ungefähr median. Stützgewebe.

Fig. 77 und 78. Ei mit Extremitätenanlage. Urgenitalzellen vor und während der Teilung. Immersion. Fig. 77 ist der mittlere Teil der Fig. 13; Fig. 78 entstammt derselben Serie wie Fig. 14 und 17.

Fig. 79. Ei mit Extremitätenanlage. Vier Urgenitalzellen.

Tafel XXI.

Fig. 80—82. Furcilia mit allen Pleopodien, quer. Fig. 80 Gehirn. Fig. 81 Gegend des Stomodäums. Schlundcommissuren. Fig. 82 Gegend der Maxillen, Bauchmark, Stützgewebe.

Fig. 83. Furcilia mit allen Pleopodien, quer, Oberlippe.

Fig. 84. Furcilia mit allen Pleopodien, quer. Gabelung der Arteria pleica.

Fig. 85. Dasselbe Präparat einige Schnitte weiter. Zwei getrennte Arteriae pleicae.

Untersuchungen über das Nervensystem und das Blutgefäßsystem von Rossia macrosoma d'Orb.

Von

Arthur Winkler
aus Barmen i. W.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 11 Figuren im Text und Tafel XXII.

Inhalt

	Seite
Einleitung	658
Literatur	658
Material und Methode	659
Die ganglionären Centren und ihre Commissuren	659
Das periphere Nervensystem	665
Nerven des Ganglion cerebrale	665
Nerven des Ganglion viscerale	666
Nerven des Ganglion pedale	679
Nerven des Ganglion brachiale	685
Nerven des Ganglion buccale superius	688
Nerven des Ganglion buccale inferius	688
Zusammenfassung des Nervensystems	691
Allgemeines über das Blutgefäßsystem	694
Arm- und Kopfvenen	694
Sinus mesentericus	703
Mesenterialvenen	704
Vena cava	706
Der Nierensack und seine Venen	709
Vena genitalis	712
Vena abdominalis	713
Vena pallialis	716
Kiemenkreislauf	718
Aorta cephalica	719
Aorta genitalis	728
Aorta abdominalis	729
Zusammenfassung des Blutgefäßsystems	732
Zusammenfassung	734
Literatur	735
Erklärung der Abkürzungen	736

Einleitung.

Mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Chun, war so liebenswürdig, mich auf die noch ziemlich unsichere Stellung des Genus *Rossia* im System aufmerksam zu machen. Um diese zu klären, bedurfte es einer genaueren Untersuchung des Blutgefäßsystems und des Nervensystems. Von großem Wert war es mir, daß ich mich auf zwei kürzlich im Leipziger Institut ausgeführte Untersuchungen stützen konnte, deren eine, von Hillig, in ausführlicher Weise das Nervensystem von *Sepia officinalis* behandelt, während in der andern Arbeit Grimpe eine Darstellung des Blutgefäßsystems der Octopoden bietet. Bei meiner Darstellung des Nervensystems vermochte ich außer *Sepia* nur noch die Oegopsiden zum Vergleich heranzuziehen, da neurere Untersuchungen über Octopoden — außer der Arbeit von Meyer über *Opisthoteuthis depressa* — nicht vorhanden sind. Von neueren Bearbeitungen des Blutgefäßsystems außer der bereits erwähnten von Grimpe ist nur noch die Untersuchung von Williams über *Loligo Pealii* zu nennen.

Ich möchte nicht verfehlen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Chun, an dieser Stelle für sein stetes Interesse und die mannigfaltigen Anregungen herzlich zu danken, nicht minder auch Herrn Dr. G. Grimpe für die bereitwillige Überlassung von zwei injizierten Exemplaren der *Rossia*.

Literatur.

Eine sehr gute Zusammenstellung der Arbeiten über das Nervensystem zur allgemeinen Orientierung findet man bei Hillig. Eine einführende Zusammenstellung der Literatur über das Blutgefäßsystem fehlt leider. Mir waren besonders nützlich die Arbeiten von Grimpe und Williams. — Arbeiten, die sich speziell mit *Rossia* beschäftigen, sind sehr spärlich vorhanden. Die ersten Angaben findet man bei Owen, in der Beschreibung der Ergebnisse der zweiten Reise des Sir John Ross (1835); sie erstrecken sich hauptsächlich auf äußere Merkmale und bringen einiges über Muskulatur, über Ovar usw. Die untersuchte Form ist *Rossia palpebrosa*. Marchand und Döring haben den männlichen bzw. den weiblichen Geschlechtsapparat von *Rossia* in ihren Arbeiten mit berücksichtigt. Etwas eingehender behandelt *Rossia* Brock in seinen Arbeiten über die Phylogenie und

Systematik der Cephalopoden. Außerdem wäre noch eine biologische Arbeit von RACOVITZA zu erwähnen, die sich besonders mit der Fortpflanzung und dem Spermatophorenapparat befaßt. Über das Blutgefäßsystem fehlt uns, einige teilweise ungenaue Angaben von NAEF (1910) abgerechnet, jegliche Literatur.

Material und Methode.

Als Material standen mir einige in Chromessigsäure aufbewahrte und einige von GRIMPE injizierte Exemplare, die in Formolalkohol konserviert waren, zur Verfügung. Diese Konservierungsmethoden sind bereits von HILLIG eingehend beschrieben worden. Ich muß ihm beipflichten, wenn er berichtet, daß für die Präparation des Gehirns Formolmaterial den Vorzug vor Chromessigsäurematerial verdient. Von der Lockerung des grünlichen Muskelgewebes bei Chromessigsäurematerial habe ich erst nach monatelangem Wässern einiges bemerkt. Im allgemeinen war die Muskulatur außerordentlich hart und ungünstig für die Präparation. Was die injizierten Tiere angeht, verweise ich auf die eingehenden Angaben von GRIMPE über die Injektionstechnik. Leider war die Injektion bei den mir zur Verfügung gestellten Exemplaren nicht ganz tadellos.

Ganglionäre Centren und ihre Commissuren.

Das Gehirn der *Rossia* setzt sich aus den bekannten vier Ganglien, Cerebral-, Visceral-, Pedal- und Brachialganglion zusammen. Zu diesen Ganglien kommen noch die beiden Schlundganglien, das Magenganglion und das Stellarganglion. Die von CHUN hervorgehobene, der Untersuchung günstige Längsstreckung der Ganglien ist auch hier vorhanden. Von einer äußerlich deutlichen Trennung der Ganglien voneinander kann man höchstens zwischen Visceralganglion einerseits und Cerebralganglion und Pedalganglion andrerseits reden.

Ganglion cerebrale.

Dieses Ganglion, als einziges über dem Oesophagus gelegen, ist wie alle Ganglien aus zwei symmetrischen Teilen zusammengesetzt; man kann dies an seinem hinteren Rande und auf seiner Oberfläche noch ziemlich deutlich an der leichten Einsenkung bemerken (Taf. XXII, Fig. 2, *G.c.*). Das Ganglion besteht aus mehreren leicht zu unterscheidenden Teilen. Die Bezeichnungen der älteren Autoren hat DIETL (1878, S. 481) zusammengestellt und für die einzelnen Teile

des Ganglions, allerdings nach mikroskopischen Untersuchungen, neue Bezeichnungen eingeführt, die ich ebenso wie Hillig und Richter anwenden werde. Von der Dorsalseite betrachtet, hat das Ganglion birnförmige, man könnte auch sagen länglich herzförmige, Gestalt. Nach vorn zu ist es ziemlich ausgezogen, und an seinem vorderen Ende setzt die Commissura cerebro-buccalis wie ein Stiel an. Der Ganglienmasse liegt oben ein tellerförmiger Teil auf, der vor allem am hinteren Rand und in der Mittellinie von hinten nach vorn zu eine sehr deutliche Einsenkung erkennen läßt. Diese kleine Kappe entspricht wohl dem Lobus verticalis Dietls, dem Scheitellappen. Dieser ist bei *Sepia* bedeutend kräftiger ausgebildet und bedeckt, von oben gesehen, das ganze Ganglion.

Rechts und links von diesem Lobus verticalis legen sich an ihn, nach vorn zu ihn überragend, zwei breite, bohnenförmige Lappen an, die sich hinten vereinigen. Diesen Teil des Ganglions, der in seinem hinteren Teil in der Mittellinie ebenfalls ziemlich deutlich eingesenkt ist, möchte ich aus Gründen, die aus dem Folgenden leicht zu ersehen sind, Lobus frontalis posterior (nicht nach Dietl superior) nennen. Er entspricht ganz dem Lobus verticalis bei Richter. Vor diesen beiden, dem Lob. verticalis und dem Lob. frontalis posterior, liegt ein Teil, der in seiner Form, die wohl am besten aus der Zeichnung (Taf. XXII, *l.fr.m.*) hervorgeht, schwer zu beschreiben ist, und den ich mit Lob. frontalis medius bezeichnen möchte. Er entspricht ganz dem Lob. frontalis superior bei Richter. Vor ihm liegt noch ein dreieckiger, vorn spitz ausgezogener Lappen, der Lob. frontalis anterior, den wir in dem Lob. frontalis inferior Richters wieder erkennen. Von diesem Teil gehen die beiden Commissuren aus, die Comm. cerebro-buccalis und die Comm. cerebro-brachialis. Seitwärts und nach hinten zu vom Lob. frontalis posterior sieht man noch ein schmales Stück, das sich diesem ringförmig anlegt, den Lob. basalis posterior.

Betrachtet man das Ganglion cerebrale von der Seite, so ergibt sich wohl ohne weiteres die Berechtigung für die von mir gewählte Bezeichnung. Denn die einzelnen Lobi frontales — der Lob. verticalis ist nicht zu sehen — liegen voreinander, nicht wie bei *Sepia* übereinander. Zwischen den einzelnen Lobi frontales bemerkt man deutlich bogenförmige Trennungsfurchen, zu denen sich noch eine ringförmige Furche gesellt, die die Scheidung vom Basallappen vorstellt. Die Trennung in zwei Basallappen ist hier nicht so deutlich wie bei *Sepia* und den Richterschen Formen, da der Opticusstiel nicht wie bei diesen bis an den Lob. frontalis heranreicht. Auf jeden Fall wäre

der Lob. basalis anterior außerordentlich klein. Beide Basallappen gehen in die sehr starke Comm. lateralis über. Das Cerebralganglion ähnelt, abgesehen von dem bei diesen fehlenden Lob. verticalis, auffallend dem der RICHTERschen Formen. Jedenfalls ist eine bedeutend größere Übereinstimmung mit den Oegopsiden festzustellen als mit *Sepia*, bei der, wie schon erwähnt, die einzelnen Lappen übereinander, nicht voreinander, liegen.

Aus dem Cerebralganglion entspringen, um dies noch einmal zusammenzufassen, drei Commissuren, die Comm. lateralis, die Comm. cerebro-buccalis und die Comm. cerebro-brachialis. Ein Ganglion pedunculi habe ich nie bemerken können, wenigstens nicht als ein so ausgeprägtes Knötchen, wie es HILLIG bei *Sepia* zeichnet, das nach seiner Beschreibung sogar mit einer Art Stiel versehen ist und dem Opticusstiel (nach RICHTER dem Lob. verticalis) aufliegt. Wohl aber habe ich eine leichte Erhöhung am Ursprung des Nerv. opticus beobachten können, die vielleicht mit CHUN, der eine ähnliche bei *Chiroteuthis* erwähnt, als Ganglion pedunculi aufzufassen wäre.

Ganglion viscerale.

Das Ganglion viscerale ist von der Dorsalseite aus betrachtet fast rechteckig gestaltet (im Verhältnis 1 : 2), von der Seite betrachtet erscheint es oben und unten abgerundet, oben stärker als unten (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *G.v.*). Eine Zweiteilung vermag man äußerlich nicht mehr zu erkennen. Mit der Ventralseite liegt es dem Statocystenknorpel auf, an den Seiten wird es vom Kopfknorpel umgeben. Bedeckt ist es von einer häutigen, festen Membran, die vom Statocystenknorpel aus nach oben zieht. Vom Pedalganglion und auch von der Comm. lateralis setzt es sich von der Seite gesehen durch eine deutliche Einschnürung ab. Verbunden ist es mit dem Pedalganglion nur an den Seiten, während es weiter nach der Mitte zu durch die ebenerwähnte häutige Membran getrennt ist. Durch diesen Spalt zieht jederseits von der Vena perioesophagealis die Art. pedalis. Von der Dorsalseite aus gesehen ist das Ganglion in dem vorderen Teil leicht eingedrückt, weil dort die Vena perioesophagealis mit dem in ihr laufenden Oesophagus, dem Speicheldrüsengang und den Art. buccales ihm aufliegt. Bei *Sepia* treffen wir ganz ähnliche Verhältnisse, nur erscheinen die Ganglien etwas weniger deutlich getrennt. Eine Ausstrahlung der Comm. lateralis in das Ganglion habe ich nicht bemerken können. CHUN hat auch ziemlich dieselben Verhältnisse bei *Chiroteuthis* beschrieben. Eine Zusammensetzung des Ganglions

aus drei Teilen, wie sie außer CHUN auch noch HANCOCK und POSSELT beschrieben haben, konnte ich nicht finden. RICHTERS Formen verhalten sich fast genau so wie *Rossia* und ebenso beschreibt es WILLIAMS für *Loligo Pealii.*

Ganglion pedale.

Das Ganglion pedale liegt direkt unter dem Cerebralganglion und ist mit diesem durch die schon mehrfach erwähnte breite Comm. lateralis verbunden (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *G.p.*). Außerdem erstreckt sich das Ganglion noch ein kleines Stückchen weiter als die Commissur nach vorn zu, ungefähr bis an das Vorderende des Cerebralganglions. In seinem hinteren Teil liegt es dem Statocystenknorpel auf, das größere Stück dem Kopfknorpel. Auf ihm verläuft die Vena perioesophagealis mit den oben erwähnten Organen. Gegen das Cerebralganglion ist es schwer abzugrenzen wegen der Comm. lateralis, während die Abgrenzung gegenüber dem Visceralganglion genügend deutlich durch die oben beschriebene Einschnürung gegeben ist. Die Trennung gegen das Ganglion brachiale scheint mir (äußerlich wenigstens) sehr willkürlich zu sein. Im allgemeinen pflegt man anscheinend das Ende des Pedalganglion vor den Austritt des Nervus oculomotorius anterior zu verlegen. Das Ganglion ist bei *Sepia* (HILLIG) ganz ähnlich, nur fehlt die Verlängerung nach vorn zu, die dagegen bei *Chiroteuthis imperator* (CHUN), den von RICHTER untersuchten Oegopsiden und bei *Loligo Pealii* (WILLIAMS) vorhanden ist.

Ganglion brachiale.

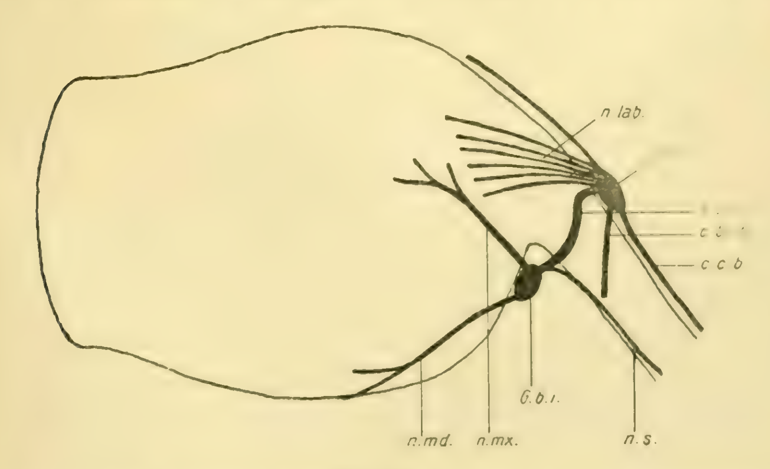
Für die Seitenansicht dieses Ganglions paßt der Vergleich CHÉRONS mit einer »patte d'oie« vortrefflich (Taf. XXII, *G.br.*). Von oben gesehen ist es an seinem Übergang aus dem Ganglion pedale sehr schmal, verbreitert sich aber dann stark und umfaßt sozusagen von unten die Vena perioesophagealis; es ist infolgedessen in der Mitte ziemlich stark eingedrückt. Die Commissuren treten beide hintereinander auf der Innenfläche des Ganglion ein, nahe dem oberen Rande. Das Ganglion ruht auf der Kopfmuskulatur. Bei *Sepia* (HILLIG) ist es wesentlich kürzer und macht einen viel kompakteren Eindruck. Bei *Chiroteuthis imperator* (CHUN) erscheint es ähnlich langgestreckt, nur nicht so breit in der Seitenansicht; ebenso verhält es sich bei den drei RICHTERschen Formen. WILLIAMS zeichnet das Ganglion für *Loligo Pealii* weniger langgestreckt, aber auch sehr breit.

Ganglion buccale superius.

Dieses Ganglion liegt ein großes Stück vor dem Ganglion cerebrale (ungefähr zweimal um dessen Länge), dort, wo der Oesophagus in den Schlundkopf übergeht, vorn etwas höher gelagert als hinten (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *G.b.s.*). Es ist von fast rechteckiger Gestalt, im Verhältnis 1 : 3 und ziemlich so breit wie das Ganglion cerebrale. Der kleinere Durchmesser liegt in der Längsachse des Tieres. Die nach hinten zu gelegenen Ecken des Rechtecks sind abgerundet, die vorderen zipfelförmig ausgezogen. Bei *Sepia* (Hillig) liegt das Ganglion bedeutend weiter hinten, ziemlich direkt vor dem Ganglion cerebrale; die Form gibt Hillig als oval an. Anders verhält es sich bei *Chiroteuthis imperator*, bei der es nach Chun ziemlich genau über die Verbreitung des Armganglions zu liegen kommt, ebenso wie bei *Loligo Pealii* (Williams). Die größte Entfernung vom Cerebralganglion hat Richter bei seinen Formen festgestellt, bei denen das Ganglion noch weiter vorn liegt als bei *Rossia*. Wegen der Lage des Ganglions zum Sinus buccalis externus wäre noch zu bemerken, daß es direkt in der Einbuchtung dieses Sinus unter einer dünnen oberflächlichen Muskelschicht gelegen ist.

Ganglion buccale inferius.

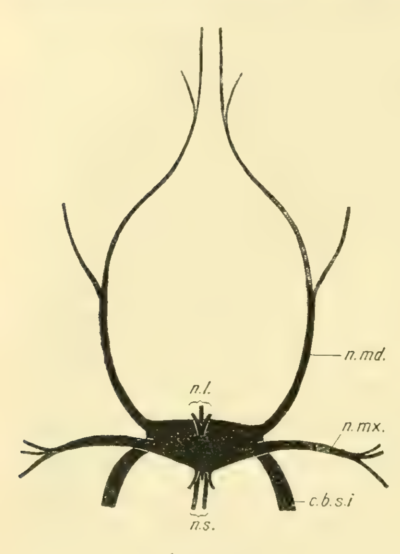
Das Unterschlundganglion ist an der Stelle gelegen, wo der Oesophagus mit einem starken Knick aus dem Schlundkopf austritt, etwas auf den Schlundkopf hinaufgerückt (Textfig. 1 u. 2, *G.b.i.*). Es liegt



Textfig. 1.

Die Erklärung der Beschriftung sämtlicher Figuren befindet sich am Schluß der Abhandlung auf S. 736.

nicht wie bei *Sepia* (HILLIG, Textfig. 2) direkt unter dem Oberschlundganglion, sondern etwas weiter nach vorn zu. Der Winkel, den die Hauptebenen der beiden Ganglien miteinander bilden, ist größer als ein rechter, demnach also größer wie bei *Sepia*. Die Gestalt ist die eines Rechtecks, dessen kurze Achse in den Längsdurchmesser des Tieres fällt. Die langen Seiten erscheinen ausgebuchtet, die hintere wesentlich mehr als die vordere. An Größe übertrifft es ein wenig das Oberschlundganglion. Bei *Sepia* (HILLIG) ist das Ganglion fast ebenso gestaltet. CHUN beschreibt es für *Chiroteuthis imperator* als außerordentlich weit nach vorn verlagert. Bei RICHTER liegen beide Ganglien der Zeichnung nach zueinander fast parallel. Sonst finden sich wenig Abweichungen von *Rossia*, höchstens, daß es etwas mehr nach vorn gelagert ist, als das Ganglion buccale superius und auch etwas größer erscheint.



Textfig. 2.

Commissuren.

Die Comm. lateralis verbindet das Pedal- und das Cerebralganglion fast in ganzer Breite miteinander zu einem die Vena perioesophagealis umschließenden Ring. Die Comm. cerebro-buccalis (Taf. XXII, Fig. 2, *c.c.b.*) entspringt, wie schon erwähnt, aus dem Lob. frontalis anterior als nicht gerade sehr dicke Commissur ganz der Mitte genähert. Die beiden Commissuren ziehen auf dem Oesophagus nach vorn, weichen dabei etwas auseinander und treten am Hinterrand des Ganglion buccale superius etwas von der Mitte entfernt in dieses ein. Etwas unter und neben dieser Commissur entspringt ebenfalls aus dem Lob. frontalis anterior noch eine Commissur, die Comm. cerebro-brachialis (Taf. XXII, Fig. 2, *c.c.br.*). Diese zieht, den Seiten des Oesophagus eng anliegend, zwischen diesem und dem Augenganglion, sich dabei stark verbreiternd und abplattend, nach vorn und unten zum Brachialganglion, in das sie auf der Innenseite eintritt. Direkt vor dieser Commissur mündet in dasselbe Ganglion die Comm. bra-

chio-buccalis (Taf. XXII, Fig. 2, *c.br.b.*). Diese biegt sofort nach ihrem Austritt aus dem Ganglion brachiale nach vorn und oben, legt sich dem Oesophagus an und tritt direkt neben der Comm. cerebro-buccalis, mit dieser ungefähr gleich stark, in das Ganglion buccale superius ein. Dieses Commissurendreieck, das schon seit HANCOCK bekannt ist (man vgl. die Zusammenstellung bei RICHTER, S. 305), bildet bei *Rossia* ein fast rechtwinkliges Dreieck mit der Comm. cerebro-buccalis als Hypotenuse und der Comm. cerebro-brachialis als kürzerer Kathete. Zuletzt ist noch die Commissur zwischen den beiden Schlundganglien zu erwähnen, die Comm. buccalis superior inferior (Taf. XXII, Fig. 2, *c.b.s.i.*), die als breiter Nervenstrang von den Außenseiten des Ganglion buccale superius fast ventral unter einer Gruppe von drei Nervi labiales entspringt. Sie macht gleich nach ihrem Ursprung einen Knick nach unten, tritt in den Sinus buccalis internus ein, zieht in diesem verlaufend um den Oesophagus herum und tritt in das Ganglion buccale inferius an den hinteren Ecken auf der Ventralseite direkt über dem Nervus maxillaris ein. Daß diese Commissur zum Teil mit in den Nervus mandibularis übergeht, wie das HILLIG, auch schon CHÉRON, für *Sepia* angibt, trifft für *Rossia* keineswegs zu. Sonst ergeben sich keinerlei Besonderheiten bei den früher untersuchten Formen, außer in der Gestalt des Commissurendreiecks, die ihre Erklärung genugsam durch die Lage der einzelnen Ganglien zueinander findet. Bemerkenswert ist nur noch die starke Annäherung der *Rossia* in dieser Beziehung an die oegopsiden Formen, vor allem, wenn man bedenkt, daß diese starke Längsstreckung im Hinblick auf die gedrungene Form der *Rossia* keineswegs zu erwarten ist.

Peripheres Nervensystem.

Nerven des Ganglion cerebrale.

Nervus opticus und Ganglion opticum.

Dieser außerordentlich starke, im Durchschnitt längsovale Nervenstamm kommt aus dem oberen Teile der Comm. lateralis, wo diese aus dem Ganglion cerebrale hervorgeht. Ein diesem Stamm aufgelagertes Ganglion pedunculi, wie es HILLIG für *Sepia* beschreibt, ist bei *Rossia*, wie schon erwähnt, nicht vorhanden; höchstens ist eine leichte Anschwellung auf dem Opticusstiel als solches zu deuten. Nach sehr kurzem Verlauf geht der Nervenstamm über in das Ganglion opticum (Taf. XXII, Fig. 1, *G.o.*). Die Form dieses Ganglions könnte man noch am ehesten der einer etwas aus der Form geratenen Bohne, deren konvexe Seite median gerichtet ist, vergleichen. Was die Aus-

dehnung dieses größten aller Cephalopodenganglien angeht, so reicht es nach hinten zu fast bis zum hinteren Rande des Ganglion viscerale und nach vorn zu ein beträchtliches Stück (ungefähr um die Länge des Visceralganglions) über das Vorderende des Cerebralganglions hinaus. Vorn treten die beiden Augenganglien außerordentlich nahe zusammen, fast bis zur Berührung. Die beiden Ganglien stehen ungefähr im Winkel von 80° zueinander. Der vordere Teil ist bedeutend höher gelagert als der hintere. In ihm befindet sich ein fast senkrechtes Loch für den Durchtritt der Art. ophthalmica (Ramus anterior). Das Ganglion wird von bandförmigen Nervenfasern überzogen. Da die einzelnen Schichten, welche nach Kopsch das Ganglion zusammensetzen, von Hillig ausführlich nochmals dargestellt worden sind, kann ich wohl auf ihn verweisen. Die physiologisch interessante Tatsache der Kreuzung der Retinafasern vor ihrem Eintritt in den Bulbus ist auch hier sehr schön zu erkennen. In der Schätzung der Anzahl der Nervenfasern auf ungefähr 200 stimme ich mit Hillig überein. Zu bemerken wäre noch, daß das Ganglion von allen Seiten von dem weißen Körper umhüllt ist.

Im Vergleiche mit *Sepia* fällt bei dieser Form besonders die bessere Absetzung des bedeutend längeren Opticusstieles gegen das Ganglion opticum auf. Die Ganglien sind mehr auseinander gerückt und stehen in einem viel spitzeren Winkel zueinander. Bei Richter ist zu finden, daß die beiden Augenganglien, die sich vor dem Ganglion cerebrale fast berühren, nach hinten zu stark divergieren; der Querschnitt des sehr kurzen Nervus opticus ist ebenfalls »breit oval«.

Nerven des Ganglion viscerale.

Nervus visceralis.

Die beiden Nervi viscerales (Taf. XXII, Fig. 1, *n.v.*) treten am Hinterrande des Visceralganglions aus, als zwei eng aneinanderliegende, fast wie ein einheitlicher Stamm aussehende, etwas abgeflachte Nerven, die an Stärke dem Nervus pallialis nicht sehr viel nachstehen. Bei *Sepia* entspringen sie nach Hillig ein wenig voneinander entfernt, dorsoventral abgeflacht, nach andern Autoren hingegen als unpaarer Nervenstamm. So bei *Chiroteuthis imperator* nach Chun, ebenso wie bei *Ommatostrephes* nach Hancock. Letzterer erwähnt allerdings, daß dieser eine Stamm deutlich aus zwei Strängen zusammengesetzt sei; dieses Verhalten würde dem bei *Rossia* völlig gleichkommen. Ebenso hat Richter bei einigen seiner Exemplare eine Spaltung kurz nach dem Austritt beobachtet, ja einmal sogar getrennt

entspringende (bei *Illex*), während sonst nach ihm der Nervus visceralis als unpaarer Stamm entsteht, der sich erst nach Abgabe des Nervus depressoris infundibuli teilt. Eigenartig ist die Beschreibung von WILLIAMS für *Loligo Pealii*. Bei dieser Form entspringt der Nervus visceralis ebenfalls als unpaarer Stamm, der aber im Ganglion selbst zwei getrennte Wurzeln besitzt.

Kurz nach ihrem Austritt aus dem Ganglion treten die beiden Nervi viscerales in den Speicheldrüsensinus ein, indem sie, zunächst dem Statocystenknorpel ziemlich eng anliegend, steil nach der Ventralseite hinunterziehen. Kurz vor dem Diaphragma musculare verlassen sie den Sinus und geben gleich danach jeder einen kleinen Nerven ab, der direkt nach unten zieht, durch die Leberkapsel oberhalb des Diaphragma hindurchtritt und etwas nach vorn an die Vena cava herantritt, wo er mit kleineren Ästen, die sich von dem vom Nervus infundibuli posterior abgezweigten Nervus venae cavae anterior abtrennen, kommuniziert. Ich nenne diesen Ast des Nervus visceralis übereinstimmend mit HILLIG Nervus venae cavae posterior (Textfig. 3, *n.v.c.p.*). HILLIG beschreibt für *Sepia* zwar dieselben Nerven, aber ihm ist von einer Kommunikation mit dem Nervus venae cavae anterior nichts bekannt. Der Irrtum HILLIGS, es seien diese Nerven vor ihm von keinem andern Autor gesehen worden, ist bereits von RICHTER berichtigt worden, insofern CARLSON diese Nerven sowohl für *Loligo Pealii*, als auch für *Ommatostrephes illecebrosus* (syn. *Illex illecebrosus*) festgestellt hat. Vielleicht meint auch WILLIAMS in seiner Arbeit über *Loligo Pealii* diesen Nerven; denn er beschreibt (S. 77) den Nervus visceralis und fährt dann fort: »it gives off two branches: one passes outward to the siphonal retractor. The other turns downward around the anterior vena cava and joins its mate from the other side.« RICHTER hat die Nervenzweige für die von ihm beschriebenen Formen, bei denen sie vor der Teilung in die beiden Nervi viscerales abgehen, ebenfalls erwähnt. Von einer Kommunikation mit dem Nervus venae cavae anterior ist auch ihm nichts bekannt.

Kurz nach dem Abgang dieser Nerven weichen die beiden Nervi viscerales etwas auseinander und zweigen jederseits einen stärkeren Nerven ab, den Nervus musc. depressoris infundibuli, der mit ihnen zusammen durch die Foramina in den Diaphragmaknorpel, dessen Vorhandensein bei *Rossia* schon BROCK festgestellt hat, hindurchtritt (Textfig. 3, *n.d.i.*). Diese Nerven biegen sofort nach ihrem Durchtritt durch den Diaphragmaknorpel im stumpfen Winkel von dem Visceralishauptast ab und ziehen zusammen mit der Vena musc. depres-

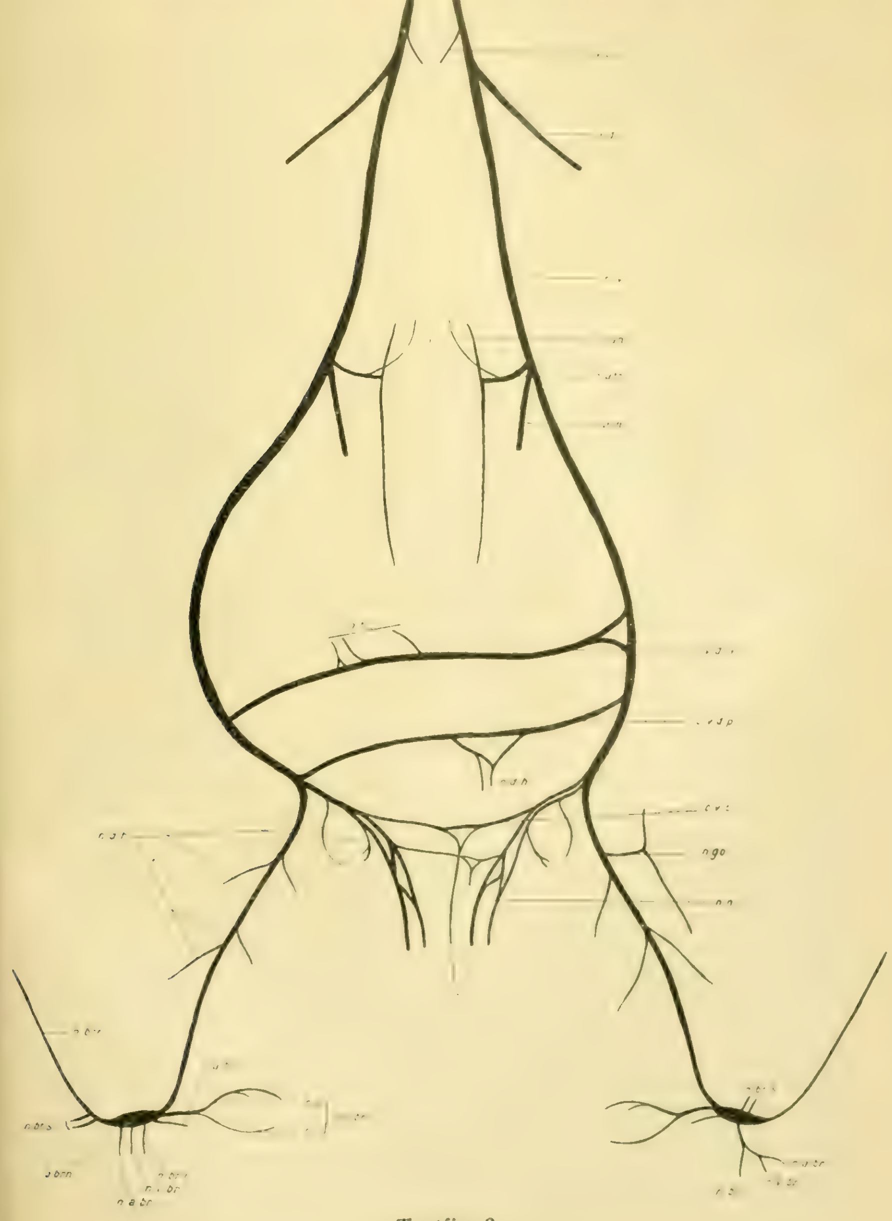
soris infundibuli zu einem Muskel[1], den man Musc. adductor infundibuli posterior nennen könnte und der nach dem Musc. depressor infundibuli hinläuft, dort, wo dieser in die hintere, dorsale Trichterwand ausstrahlt. Noch während des Verlaufs in dem Adductor infundibuli posterior teilt sich der Nerv in zwei Äste, gibt auch an ihn kleinere Zweige ab, von denen der obere in gleicher Richtung fortlaufend über die hintere Trichterwand in den vorderen Teil des Depressor infundibuli hineinzieht. Der andre, bei weitem stärkere Ast biegt erst ein wenig nach hinten zu, läuft dann hinüber zum hinteren Teil des Depressor infundibuli, wo er sich wiederum teilt. Der stärkste dieser Äste zieht im Muskel nach hinten zu bis zu dessen Anheftung am Mantel.

Dieser Nervus depressoris infundibuli ist fast allen früheren Autoren bekannt. Chéron, v. Jhering, Jatta und ebenso Chun beschreiben den Nerven und bilden ihn auch richtig ab. Daß Hancock, ebenso wie Posselt die Nerven auch gekannt haben, ist durch Richter zur Genüge erörtert. Von neueren Untersuchern erwähnen Hillig und Richter die Nerven und bilden sie auch ab. Ob Williams diesen Nerven kennt, ist nicht ohne weiteres aus seiner Beschreibung herauszulesen, ebenso wenig aus seinen Figuren zu erkennen, zumal da zu diesen manche Bezeichnungen fehlen. Er berichtet, daß der Nervus visceralis nach seinem Austritt aus dem »cephalic retractor« zwei Nerven abgebe: »one passes outward to the siphonal retractor«. Es ist möglich, daß er mit »siphonal retractor« den Adductor infundibuli posterior meint; in diesem Falle würde der Nerv wohl dem Nervus depressoris infundibuli gleichzusetzen sein. Jedenfalls hat er sich nicht die Mühe genommen, den Nerven weiter zu verfolgen.

Wir haben bisher die beiden Nervi viscerales bis zu ihrer Austrittsstelle aus dem Diaphragma verfolgt. Sie verhalten sich in ihrem Verlauf bis zu der Stelle, wo sie auf den Nierensack hinauftreten, etwas verschieden. Ich beschreibe zunächst den rechtsseitigen Nerven. Dieser läuft nach seinem Austritt aus der Leberkapsel an der Außenseite der Vena cava, ihr eng anliegend, unter einer dünnen Membran. An dem vorderen Kopf des Musc. adductor pallii medianus angelangt, gibt er einen starken Nerven, den Nervus musc. adductor pallii medianus (Textfig. 3, *n.p.m.*), zu dem entsprechenden Muskel ab. Er verläuft in diesem nach hinten und oben, löst sich in viele Äste auf

[1] Dieser Muskel, den schon Brock für *Sepia* beschreibt, setzt an der äußeren Seite des Diaphragmaknorpels an, als ein wohldifferenziertes stärkeres Muskelbündel, und zieht hinüber in die hintere Wand des Trichters.

und zieht in seinen einzelnen Verzweigungen hinauf bis zur Ansatzstelle des Adductor medianus am Mantel und in diesen Muskel hinein. Dieser Nerv ist, soweit mir die Literatur bekannt ist, noch niemals



Textfig. 3.

für Decapoden beschrieben worden. Direkt neben ihm geht noch ein stärkerer Nerv ab, der Nervus atramenti, der über die Vena cava hinweg nach dem vorderen Teil des Tintenbeutels verstreicht, dort, wo dessen Ausführungsgang sich absetzt (Textfig. 3, *n.atr.*). Dieser Nerv teilt sich auf dem Tintenbeutel in zwei Hauptäste, von denen einer sich auf dem Ausführungsgang verzweigt und ihn bis zur Einmündung in den Enddarm begleitet, während der andre in entgegengesetzter Richtung nach hinten zu bis ans Ende des Beutels zieht und diesen selbst reich mit kleineren Nerven versorgt. Dieser Ast innerviert wohl auch die Tintendrüse. Von dem Hauptnerven zweigt sich vor dem Tintenbeutel noch ein kleinerer Nerv ab, der zum Enddarm zieht, wo er sich auch nach vorn und hinten reich verästelt. Die zuerst von Chun, von dem auch die Bezeichnung Nervus atramenti herrührt, und dann auch von Hillig beschriebene Commissur zwischen den inneren Ästen des Nervus atramenti konnte ich trotz sorgfältiger Präparation nicht auffinden (ich möchte damit aber nicht etwa abstreiten, daß sie nicht doch als allerdings äußerst schwache Verbindung vorhanden sein könnte). Hillig erwähnt ausdrücklich, daß die Commissur durchaus keinen massiven Eindruck mache, sondern weit mehr einer zufälligen Vereinigung der Nerven gleiche. Girod kennt ja auch keine Commissur dieser inneren Zweige, trotzdem seine sonstigen Angaben nach dem Zeugnis von Hillig sehr gewissenhaft sind. Dies könnte mich fast in der Ansicht der zufälligen Vereinigung bestärken. Den von dem Nervus atramenti abgehenden Nervus analis beschreibt Hillig nicht.

Nach Abgabe dieser beiden Nerven zieht der Nervus visceralis auf der Außenseite der Vena cava weiter nach hinten und gelangt, etwas ventralwärts sich wendend, zum Nierensack. Kurz vor der Nierenpapille biegt er scharf nach außen um und läuft auf dem Nierensack nach der Kieme. Kurz bevor er von der Vena cava auf den Harnsack übertritt, geht an der Außenseite der Vena cava ein Nerv ab, manchmal auch ein Bündel (drei bis vier) feiner Nerven, die an der vorderen Wand des dorsalen Harnsacks steil hinunter ziehen zum hinteren Ende der Leber, wo sie sich in mehrere kleine Nerven teilen. Ein starker Ast kommuniziert mit dem entsprechenden Nerven des linksseitigen Nervus visceralis (Textfig. 3, *n.h.* und *c.v.d.a.*). Man könnte diesen Nerven als Nervus hepaticus und die Commissur als Comm. visceralis dorsalis anterior bezeichnen, im Gegensatz zu einer später noch zu erwähnenden Comm. visceralis dorsalis posterior.

Dort, wo der Nervus visceralis den scharfen Knick nach außen

zu macht, gibt er einen ihm an Stärke fast gleichkommenden plattgedrückten Nerven ab, der oberhalb der Nierenpapille nach der Mitte zu verläuft. Kurz nach seinem Ursprung teilt sich dieser Nerv in mehrere miteinander anastomosierende Äste, die, nachdem sie an den Nierenpapillen vorbei sind, hinüberziehen zu den Nidamentaldrüsen (Textfig. 3, *c.v.c.*). Von ihnen zweigen sich noch vor der Nierenpapille mehrere kleine Nerven ab, die sich auf der Oberfläche des Nierensacks verästeln und auch hinüberziehen zur Papille. Ebenso zweigen die Hauptnerven nach der Mitte zu mehrere dünne Nerven ab, die mit den entsprechenden der andern Seite kommunizieren. Diese Commissur bezeichnet HILLIG als hintere Visceralcommissur. Die Hauptnerven zu den Nidamentaldrüsen lassen sich als zwei getrennte Nerven auseinander halten, von denen der außenliegende (Ramus externus) auf der äußeren Seite der Drüsen nach hinten zu zieht, während der innere sich an der vorderen Spitze der Drüsen in mehrere Äste teilt, von denen einer von unten an die Drüse herantritt, der andre zwischen beiden Drüsen verläuft, während ein dünner dritter und vierter hinüberzieht zu den accessorischen Nidamentaldrüsen. In diese letzterwähnten Drüsen gehen wohl auch kleinere Nervenästchen von der Commissur aus. Ich konnte keine scharfe Trennung zwischen den Nerven der beiden Drüsenapparate, wie sie DÖRING für *Sepia* beschreibt, feststellen und nenne deshalb den ganzen Nervenkomplex wie HILLIG Nervus nidamentalis (Textfig. 3, *n.n.*). Von einem stärkeren Strang der Commissur geht nach hinten zu ein nicht allzustarker Nerv ab, der zunächst zwischen den accessorischen Drüsen nach hinten zu zieht, bis an die Art. musc. adductoris pallii medius heran und mit dieser in dem muskulösen Kanal nach dem Herzen geht, an der Austrittsstelle der Aorta abdominalis eintretend, der Nervus cordis (Textfig. 3, *n.c.*). Daß von derselben Commissur noch ein zweiter Nerv abgegangen wäre, wie das HILLIG beschreibt, habe ich nicht feststellen können, trotz genauer Untersuchung. Bei HILLIG verläuft der Nervus cordis dem Enddarm entlang und tritt ungefähr an der Stelle, wo die Aorta genitalis abgeht, in das Herz ein. Nach RICHTER entspringt der Herzventrikelnerv, der weiterhin einen Nerv in die Comm. branchialis sendet, bei *Illex* meist mit zweifacher Wurzel von der hinteren Visceralcommissur, während er bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* als reiner Herzventrikelnerv aus dem linksseitigen Nervus branchialis kommt. CARLSON erwähnt bei *Loligo Pealii* ebenfalls einen Nervus cordis, vom ersten Herzganglion, entsprechend der Visceraliscommissur, ausgehend, der in den Vorhof eintritt. WILLIAMS,

der die Arbeit von CARLSON gar nicht kennt, erwähnt auch den Nerv nicht.

Schon HILLIG bemerkt, daß die Präparation aller dieser Nerven recht schwierig sei. Ich kann das für *Rossia* vollauf bestätigen. Die Nerven sind völlig plattgedrückt und fast durchsichtig, so daß man nur bei starker Vergrößerung und großer Sorgfalt zum Ziele kommen kann. Wie die Nerven beim männlichen Tiere verlaufen, kann ich nicht sagen, da ich nur weibliche Exemplare zur Verfügung hatte.

An der Abzweigungsstelle der Nervi nidamentales von dem Nervus visceralis geht noch ein Nerv ab, der steil nach der Dorsalseite zu zieht. Dieser Nerv legt sich an die hintere Rundung des Tintenbeutels an, zieht unter diesem durch und kommuniziert mit dem entsprechenden Nerven der Gegenseite. Von dieser Commissur, die wohl bisher noch nicht beschrieben worden ist, und die ich Comm. visceralis dorsalis posterior nennen möchte (Textfig. 3, *c.v.d.p.*), gehen nach hinten zu zwei Nerven ab, die sich nach kurzem Verlauf zusammenlegen und nach dem dorsalen Teil des Nierensacks zu ziehen, wo sie sich reichlich verzweigen und ebenfalls Ästchen an die Vena cava während ihres Verlaufes im dorsalen Nierensack abgeben. Ich möchte diese von der Commissur abgehenden Nerven als Nervi nephridiaci dorsales bezeichnen. Um noch einmal zusammenzufassen, so sind demnach bei *Rossia* drei Visceralcommissuren vorhanden. Die hintere Visceralcommissur der andern Autoren und die beiden dorsalen Commissuren, die, wie schon erwähnt, bisher noch nicht beschrieben sind. Der Verlauf des linken Nervus visceralis ist ganz entsprechend dem der rechten Seite, nur daß der Nerv nach einem kleinen Stück neben der Vena cava auf dem Tintenbeutel verläuft und deswegen bei weitem nicht so ausgebuchtet erscheint wie der rechtsseitige.

Von der Abzweigungsstelle der Nervi nidamentales und der hinteren dorsalen Commissur aus verläuft der Nerv weiter als Nervus branchialis auf dem Nierensack nach hinten bis zur Kieme. Dabei gibt er mehrere Äste ab, die sich reichlich auf dem Harnsack nach innen und außen ausbreiten (Textfig. 3, *n.d.n.*). Am Anfang der Kieme verdickt sich der Nerv zu dem länglich walzenförmigen Kiemenganglion. Aus diesem entspringen verschiedene Nerven (siehe Textfig. 3). Zunächst zieht ein Nerv auf der Art. branchialis hinüber zum Kiemenherzen, der Nervus cordis branchialis. Kurz vor dem Kiemenherzen teilt sich dieser in zwei Äste, einen Ramus anterior und einen Ramus posterior, die sich ihrerseits wieder verzweigen. Weiterhin nimmt direkt neben diesem Nerv ein dünnerer seinen Ursprung, der in der-

selben Richtung auf der Art. branchialis verläuft und sie zwischen Kiemenherz und Ganglion innerviert. An der hinteren Seite des Ganglions entspringen dicht nebeneinander drei Nerven, für den Musc. branchialis inferior, für die Vena branchialis und die Art. branchialis. Nach dem Ganglion biegt der Nervus branchialis nach oben nach dem Musc. branchialis superior um, an den er nach dessen Insertion am Mantel zwei Nervenäste abgibt, um dann längs dieses Muskels bis zur Spitze der Kieme zu ziehen. — Hier möchte ich einen anormalen Fall erwähnen. Der linksseitige Nervus branchialis verlief hier nicht auf dem Nierensack, sondern auf der Vena pallialis, die anstatt unter dem Kiemenherzen durchzugehen und neben der Vena abdominalis in den linken Vena-cava-Schenkel zu münden, erst oben an der Nierenmündung in diesen eintrat. Die beiden Nerven für den Musc. branchialis superior kamen in diesem Falle aus der vorderen Seite des Ganglions, und auf der andern Seite waren die Nerven für die Art., die Vena branchialis und den Musc. branchialis inferior zu einem stärkeren Nerven vereinigt, der sich erst nachher in die drei Nerven teilte. Ich habe diesen Fall auf der rechten Seite der Textfig. 3 eingezeichnet. Die Verhältnisse liegen bei *Sepia* ganz ähnlich; nur vermochte ich nicht eine so große Anzahl Nervenäste festzustellen, wie sie Hillig in seiner Textfig. 5 einzeichnet. Außerdem ist zu beachten, daß die Bezeichnung Nervus venae branchialis meinem Nervus art. branchialis entspricht und umgekehrt, da ich nach dem Beispiel Grimpes die nach dem Vorhof führenden Gefäße als Venen bezeichne. Hillig hat allerdings nicht die Trennung des Nervus cordis branchialis in einen vorderen und hinteren Ast beobachtet, wie sie auch Richter und Carlson beschreiben. Die Verhältnisse liegen bei den Richterschen Formen genau so wie bei *Rossia*.

Zu erwähnen ist noch der Nervus oviductus, der sich kurz nach der Abzweigung des Nervus nidamentalis von dem linksseitigen Nervus branchialis fast rechtwinklig abtrennt und hinüberzieht zur Eileiterdrüse, wo er sich in zwei Äste, einen direkt nach vorn und einen in entgegengesetzter Richtung verlaufenden teilt (Textfig. 3, *n.go.*). Leider war es mir unmöglich, den weiteren Verlauf dieser Äste zu verfolgen, wegen ihrer außerordentlichen Feinheit und Durchsichtigkeit. Da ich, wie schon erwähnt, nur weibliche Exemplare hatte, kann ich nichts über den Verlauf der Nerven bei männlichen Tieren aussagen. Die Nerven werden sich aber wohl ziemlich genau so verhalten wie bei *Sepia*, wenn man das aus dem fast gleichen Verlaufe des Nervus oviductus (Hillig) schließen darf. Nach Chun gehen die

Nerven für den Eileiter und dessen Drüse bei *Chiroteuthis* gesondert voneinander vom Nervus branchialis ab. Bei *Stenoteuthis* und *Ommatostrephes* zweigt sich der Nervus oviductus nach RICHTER am hinteren Rand der Vena branchialis vom Nervus branchialis ab, während die Innervierung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Illex* von der Branchialcommissur erfolgt.

Um zusammenzufassen: es werden von dem Nervus visceralis innerviert: Vena cava, die Trichterdepressoren, Tintenbeutel mit Tintendrüse, der Adductor pallii medius, die Nidamentaldrüsen mit den accessorischen Drüsen, Nierensack, Herz, Oviduct, Kiemenvene, Kiemenarterie, Kiemenherz, die beiden Kiemenmuskeln und die Kieme selbst.

Nervus pallialis.

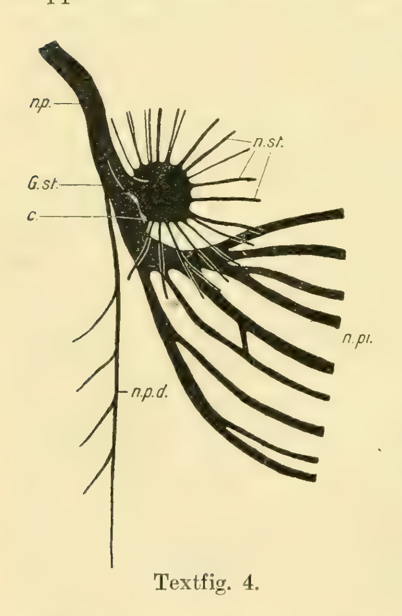
Dieser außerordentlich starke Nerv, fast so groß wie beide Nervi viscerales zusammen genommen (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *n.p.*), tritt aus dem Visceralganglion an seinen hinteren Ecken aus, tritt mit einem ihm an der Innenseite eng anliegenden Nerven sofort nach seinem Austritt hinein in den Speicheldrüsensinus, in dem er und sein Begleiter bis fast heran an die Leberkapsel verlaufen. Nach seinem Austritt aus dem Sinus zieht er hinüber zur Leberkapselwand und tritt durch ein Loch in dem Muskel aus. Sein Begleiter hat sich vor seinem Durchtritt von ihm getrennt und läuft nun auf der Innenwand der Leberkapsel gerade nach hinten, dabei immer dünner werdend, indem er auf diesem Wege ebenso wie gleich bei seiner Trennung mehrere Äste nach beiden Seiten abgibt (Taf. XXII, Fig. 1, *n.r.p.*). HILLIG hat bei *Sepia* diesen Nerven als Nervus retractoris capitis posterior beschrieben. Er verhält sich genau so, nur mit dem einen Unterschied, daß bei *Sepia* dieser Nerv nicht auf der Innenwand der Leberkapsel hinunterzieht, sondern mit dem Nervus pallialis durch das Foramen in der Leberkapsel hindurchtritt und sich dann erst von diesem abzweigt, um im Musc. retractor capitis nach hinten zu ziehen. Sofort nach dem Durchtritt durch die Leberkapsel spaltet sich der Nervus pallialis in zwei gleichstarke Äste, den eigentlichen Nervus pallialis und den Nervus pinnalis (nach HILLIG: Nervus pinnarum). Beide laufen noch ziemlich aneinanderliegend in einer vom Musc. retractor capitis entspringenden Muskelscheide, die durch den Musc. adductor pallii lateralis gebildet wird. Sie ist nicht völlig geschlossen. Kurz nach dem Verlassen der Leberkapsel geht der Nervus pallialis in das Ganglion stellatum über, während die beiden Köpfe des Musc. adductor pallii lateralis rechts und links vom Nervus pallialis hinter dem Ganglion

am Mantel ansetzen. Diese bekanntesten aller Cephalopodenganglien liegen bei *Rossia* ebenfalls in den Winkeln, wo Leberkapsel und Mantel miteinander verwachsen sind. Beim Eröffnen der Mantelhöhle fallen sie allerdings nicht sofort ins Auge, weil sie ziemlich weit nach der dorsalen Mittellinie zu gerückt sind und durch die stark entwickelten Depressores infundibuli verdeckt werden. An dieser Stelle sei gleich mit erwähnt, daß eine Commissur zwischen den beiden Ganglien nicht vorhanden ist, ebenso wenig wie bei *Sepia*. Das Ganglion ist rundlich und flach gewölbt. Von ihm strahlen ungefähr 21 Nerven aus, hauptsächlich an den freien Seiten, aber ebenso auch nach der Mittellinie zu (Textfig. 4, *n.st.*). Diese Nerven, die einzeln oder zu zweien austreten, laufen erst ein Stück weit der Muskulatur aufliegend unter einer durchsichtigen Membran und treten dann, oft plattgedrückt, in die Mantelmuskulatur ein, wo sie sich reich verzweigen und untereinander anastomosieren. Ebenso gehen einige dünne Nerven nach der Innenseite zu ab, die den dorsalen Teil des Mantels versorgen. Die feinen Nerven auf der Unterseite des Ganglions, die HILLIG für *Sepia* beschreibt und die das Ganglion gewissermaßen an seine Unterlage anheften, sind bei *Rossia* nicht vorhanden.

Der Nervus pinnalis, der mit dem Ganglion stellatum durch eine von dessen Dorsalseite nach hinten ziehende starke Commissur verbunden ist, legt sich noch ein kleines Stück dem Ganglion an, zieht steil nach hinten, wobei er nach außen zu umbiegt, so daß er fast unter das Ganglion stellatum zu liegen kommt. Er verbreitert sich dabei außerordentlich und teilt sich in ungefähr sieben starke Nerven, die nur ein kleines Stückchen auf der Muskulatur verlaufen, bis zum länglich ovalen Flossenstützknorpel (Textfig. 4, *n.pi.*). Sie treten dann in diesen ein, teilen sich während ihres Verlaufes in ihm reichlich auf und anastomosieren miteinander. Auf diese Art gelangen sie zwischen die zwei Schichten der Flossenmuskulatur, wo sie sich weiter teilen. Die äußeren Äste geben wohl auch kleinere Nervenäste ab in die umgebende Mantelmuskulatur, dort, wo die Flosse am Mantel ansetzt. Von einer genauen Trennung des Nervus pinnalis in drei Gruppen, wie sie von HILLIG für *Sepia* angegeben wird, kann man bei *Rossia* nicht reden. Höchstens ist eine, allerdings immer noch etwas willkürliche Trennung in zwei Hauptteile, die je eine Hälfte der Flosse versorgen, festzustellen. Bemerkenswert ist bei *Sepia* außerdem noch die wesentlich größere Anzahl der Flossennerven vor ihrem Eintritt in den Flossenknorpel.

Kurz hinter dem Eintritt der Commissur geht auf der Innenseite

von dem Nervus pinnalis noch ein starker, gerade nach hinten zu ziehender Ast ab, der viele Seitenäste für den dorsalen Teil des Mantels abgibt. Ich nenne diesen Ast wegen seines Verbreitungsgebietes Nervus pallialis dorsalis (Textfig. 4, *n.p.d.*). Die Verhältnisse bei *Sepia* nach Hillig habe ich schon an entsprechender Stelle gestreift; es ist nur noch nachzutragen, daß Hillig an Stelle des eben beschriebenen wohlgetrennten Nerven verschiedene von dem Pinnalishauptstamm abgehende Rami dorsales beschreibt. Die Commissur zwischen Ganglion stellatum und Nervus pinnalis zeichnet Hillig doppelt ein. Bei Richter ist die frühere Literatur über den Nervus pallialis eingehend behandelt. Ich möchte nur noch die Befunde Richters an seinen Formen erwähnen. Hier wird das Ganglion stellatum von dem inneren Nervus pallialis gebildet, und der Nerv verläßt das Ganglion wieder an der seinem Eintritt entgegengesetzten Seite, um sich mit dem Nervus pinnalis zu vereinigen. Dieses Stück des Nerven dürfte der Commissur bei *Sepia* und *Rossia* entsprechen. Den Nervus pallialis dorsalis beschreibt Richter auch, nur daß er bei ihm vom inneren Nervus pallialis — bei *Rossia* vom Nervus pinnalis — abzweigt. Aus dem »länglich ovalen Ganglion« treten bei *Illex* sieben bis acht, bei den andern Formen zwölf und mehr Nerven aus — Chun führt deren fünf bis sechs an —, nicht vom Rande, sondern von der Dorsalfläche des Ganglions, fast in der Mittellinie (vgl. die Zeichnung Fig. 17). Die Nerven verlaufen bei ihm ebenfalls erst ein Stück weit auf der Muskulatur, ehe sie in diese eintreten. Wenn Richter diese Tatsache bisher nur bei Brock bemerkt gefunden hat, so hat er die klare Bemerkung bei Hillig übersehen. Richter geht zum Schluß noch ausführlich an Hand der Literatur auf die Stellarcommissur ein.



Textfig. 4.

Nervus collaris.

Der Nervus collaris entspringt über dem Nervus pallialis, etwas seitwärts und außen von ihm (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *n.coll.*). Er zieht

ebenfalls direkt nach hinten zu und verläuft dabei zwischen der Innenwand der Leberkapsel und dem Speicheldrüsensinus. Er teilt sich nach kurzem Verlauf in drei Äste. Zwei von diesen, die dünneren, verzweigen sich noch innerhalb der Leberkapsel auf deren Innenwand. Der dritte, stärkere Zweig ist der eigentliche Nervus collaris. Er tritt durch einen Spalt in der Leberkapsel, durchsetzt den Musc. retractor capitis geradlinig und tritt in das innere Blatt des Musc. collaris ein, nahe der Umschlagstelle in das äußere Blatt. Er verläuft nach der Ventralseite zu bis auf die vordere Trichterwand, in die Nähe des Trichterschließknorpels. Kurz nach seinem Eintritt in den Musc. collaris zweigt sich von ihm ein Ast ab, der das äußere Blatt des Collaris reich versorgt. Bei *Sepia* beschreibt HILLIG für den Nerven ein ganz ähnliches Verbreitungsgebiet. Auch der Verlauf gleicht dem bei *Rossia*, nur ist von einem Durchtritt durch den Musc. retractor capitis nichts erwähnt. Bei den RICHTERschen Formen ist der Nervus collaris bei weitem nicht so stark ausgebildet wie bei *Rossia* und *Sepia*. RICHTER hat den Nerv auch durch den seitlichen Kopfrückzieher verfolgt.

Nervus collaris accessorius.

Es ist hier noch eines Nerven Erwähnung zu tun, der seitlich außen von dem eben beschriebenen Nervus collaris aus dem Ganglion entspringt, und den ich Nervus collaris accessorius nennen möchte (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *n.coll.a.*). Dieser Nerv geht mit dem Nervus collaris durch den Retractor capitis hindurch nach außen und etwas nach vorn zu an die Umschlagstelle des inneren Blattes des Musc. collaris in das äußere, wo er an ein plattgedrücktes Körperchen herangeht von etwa semmelförmiger Gestalt, das direkt unter der Haut an dieser Stelle liegt und dessen Natur mir völlig rätselhaft geblieben ist. Ich habe die Stelle geschnitten. Der Erhaltungszustand des Materials war für mikroskopische Untersuchung nicht sehr gut und es war nichts weiter zu sehen, als daß dieses Körperchen aus zwei nebeneinanderliegenden hohlen, runden Körpern bestand. Zu bemerken ist noch, daß weitere Äste des Nerven zu ähnlichen, noch weiter nach außen gelegenen Gebilden hinziehen. In der Literatur habe ich nichts darüber finden können, ebensowenig ist der Nerv irgendwo erwähnt.

Nervus infundibuli posterior und Nervus venae cavae anterior.

Der Nervus infundibuli posterior entspringt direkt vor dem Nervus pallialis und dem Nervus collaris von der Seite des Visceralgan-

glions. Er tritt sofort nach seinem Ursprung in den Knorpel ein und zieht in ihm der Statocyste aufliegend direkt nach ventral und etwas nach hinten zu, indem er dabei einen (auf Taf. XXII, Fig. 2, *n.i.p.*) deutlich zu sehenden Knick macht. Nach kurzem Verlauf tritt er aus dem Statocystenknorpel aus an der hinteren Seite und verläuft ein kleines Stückchen der Innenseite der Leberkapsel (im ventralen Teil) anliegend. Dann tritt er durch ein Loch in der Leberkapsel hindurch auf die dorsale Wand des Trichters und teilt sich hier in mehrere Äste, unter diesen zwei stärkere. Der obere, dünnere von den beiden läuft in gerader Richtung nach außen, über den Ansatz des Depressor infundibuli hinweg. Er teilt sich seinerseits wiederum in mehrere (zwei bis drei) Äste, die sich bis in die Nähe des Trichterschließknorpels verfolgen lassen. Der hintere, stärkere Zweig des Nerven läuft unter dem Ansatz des Depressor infundibuli hinweg und versorgt mit mehreren Ästen nach hinten zu ziehend die Dorsalfläche des Trichters bis zur Seite. Der Nervus venae cavae anterior entspringt aus dem Ganglion viscerale direkt hinter dem Nervus infundibuli posterior, und zwar diesem so eng anliegend, daß man die beiden für einen Nerven halten könnte (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *n.v.c.a.*). Ich habe auch einen Fall gefunden, wo er offensichtlich sich erst nach dem Durchgang durch die Leberkapsel von dem Nervus infundibuli posterior abzweigt. Der Verlauf ist bis zu dem Verlassen der Leberkapsel derselbe wie der des Nervus infundibuli posterior. Nach dem Durchtritt zieht er nach innen zu, erst ein wenig nach vorn, macht dann einen Knick und geht direkt hinüber zur Vena cava, in deren Wandungen er sich dort, wo die große Venenklappe liegt, verzweigt und mit dem vom Nervus visceralis kommenden Nervus venae cavae posterior kommuniziert (siehe S. 667). Bei *Sepia* scheint nach Hillig der Verlauf des Nervus infundibuli posterior etwas anders zu sein, indem zunächst der Nerv senkrecht nach der Ventralseite zu zieht, bis an die Vena cava (siehe seine Textfig. 7) herangeht und erst von dort aus sich nach außen auf die hintere Trichterwand verteilt. Man muß auch nach derselben Textzeichnung einen direkt ventralen Ursprung des Nerven aus dem Ganglion annehmen. Die Verzweigungen auf dem Trichter scheinen bei *Sepia* ähnlich zu sein. Was den Nervus venae cavae anterior angeht, so entspringt er bei *Sepia* deutlich vom Nervus infundibuli posterior getrennt, etwas hinter diesem. Der Verlauf ist bis an die Vena cava derselbe wie der des Nervus infundibuli posterior. Bei den Richterschen Formen sind die Verhältnisse ziemlich dieselben wie bei *Rossia*, indem hier nur

ein Nervus infundibuli posterior direkt unter dem Nervus pallialis entspringt, der ein Stück über den vordersten ventralen Zipfel der Leber unverzweigt hinüberstreicht, um dann erst den Nervus venae cavae anterior abzugeben. Am weitesten oben geht dieser Nerv bei *Illex* ab, gleich nach dem Austritt aus dem Knorpel. Der Verlauf des Trichternerven ist ganz ähnlich wie bei *Rossia*. Hier ist noch zu bemerken, daß ich die Innervierung der Trichterdrüse, die Richter als erster beschreibt, auch gefunden habe. Die hinteren Drüsen werden durch den Nervus infundibuli posterior, die vorderen durch einen Zweig des Nervus infundibuli anterior versorgt. Chun beschreibt keinen gesonderten Nervus infundibuli posterior, sondern Zweige an die Vena cava gehen vom vorderen Trichternerven ab.

Nerven des Ganglion pedale.

Nervus retractoris capitis anterior superior und inferior.

Diese beiden Nerven entspringen, der eine etwas ventral vom andern, an derselben Stelle aus dem Ganglion pedale wie der Nervus ophthalmicus inferior posterior, und zwar etwas über demselben, hart an der Grenze zwischen Visceral- und Pedalganglion (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2 *n.r.a.*). Der obere dieser beiden Nerven verläuft im Knorpel nach hinten, oben und etwas nach außen zu. Sofort nach dem Austritt aus dem Knorpel geht er in den dorsalen Teil des am Knorpel inserierenden Musc. retractoris capitis und teilt sich in diesem in mehrere Äste. Der andre Retractornerv zieht unter diesem im Knorpel in derselben Richtung, nur mehr ventralwärts nach hinten, bei der Präparation des Superior durchscheinend. Er teilt sich noch während seines Verlaufes im Knorpel in zwei Äste. Diese ziehen in den ventralen Teil des Kopfrückziehers hinein, sich in mehrere reich verzweigte Äste teilend. Die Nerven sind während ihres Verlaufes im Knorpel bandförmig zusammengedrückt. Hillig kennt bei *Sepia* nur einen Nervus retractoris capitis anterior, der deutlich (siehe Taf. XXXIII) aus dem Ganglion viscerale, nicht aus dem Ganglion pedale entspringt. Er führt schon an, daß auch Williams bei *Loligo Pealii* einen entsprechenden »nerf to the nuchal and cephalic retractor« einzeichnet (Textfig. 15_{11}), der auch der Beschreibung und der Zeichnung nach aus dem Ganglion pedale an der Grenze zwischen Visceral- und Pedalganglion entspringt. Richter beschreibt bei seinen Formen als Nervus retractoris capitis lateralis mehrere den unsern völlig entsprechende Nerven. Sie entspringen ebenfalls vom seitlichen Hinter-

rande des Ganglion pedale. Ihre Anzahl ist verschieden; bei *Illex* gibt er deren drei, bei den andern bis zu fünf an. Eine Trennung in Superior und Inferior beschreibt er nicht. Einen Ansatz zur Trennung findet man in der Zeichnung auf Taf. IV (*Stenoteuthis Bartrami*), wo die Nerven deutlich in zwei Partien entspringend gezeichnet sind. Bemerkenswert ist, daß RICHTER noch einen Nebenast dieser Nerven beschreibt, den Ramus orbitalis nervi retractoris capitis lateralis, der in den hinteren Teil der Orbitalkapsel eindringt und sonst nirgends erwähnt wird.

Nervus cristae und Nervus maculae staticae.

Diese beiden Nerven treten von der Seite des Pedalganglions aus, etwas weiter nach vorn als die eben erwähnten Nerven (Taf. XXII, Fig. 2, *n.m.st.*, *n.cr.st.*). Der bedeutend stärkere, bandförmige, von den beiden ist der Nervus cristae staticae. Er läuft auf der Statocyste ein Stück nach hinten zu und tritt dann in diese ein. Der direkt vor ihm entspringende Nerv, der manchmal auch als Ast des vorhergehenden auftritt, geht nach kurzem Verlauf im Knorpel ebenfalls in die Statocyste hinein; den weiteren Verlauf in derselben vermochte ich nicht zu beobachten. Für *Sepia* gibt HILLIG ebenfalls diese beiden Nerven an; auch WILLIAMS für *Loligo Pealii*, wo sie ebenso verlaufen (Textfig. 15_{15} u. $_{16}$). CHUN beschreibt bei *Chiroteuthis* eine Zweiteilung des statischen Nerven in Nervus cristae und Nervus maculae staticae. Bei den RICHTERschen Formen sind ebenfalls zwei getrennt entspringende statische Nerven vorhanden; der rundliche Nervus maculae ist bei diesen ebenso wie bei *Rossia* ziemlich unansehnlich.

Nervus oculomotorius posterior.

Dieser plattgedrückte Nerv entspringt direkt unter dem Opticusstiel (Taf. XXII, Fig. 2, *n.om.p.*). Er liegt dem Orbitalknorpel auf und zieht so in gerader Richtung nach außen. Dabei teilt er sich nach kurzem Verlaufe in mehrere Äste (zwei bis drei), die in die ventrale Augenmuskulatur hineingehen. Es ist ein typischer Augenmuskelnerv. Bei *Sepia* (HILLIG) verläuft dieser Nerv fast ebenso; es läßt sich nur nicht genau aus der Beschreibung herauslesen, ob der Nerv auf oder in dem Orbitalknorpel läuft. Dieses Hinziehen auf dem Knorpel wird von RICHTER, der diesen Nerven für seine Formen ebenfalls beschreibt, besonders betont. Er hebt auch noch die auffällige Verbreiterung beim Eintritt in den Muskel hervor.

Nervus olfactorius.

Dieser Nerv entspringt direkt hinter dem Nervus oculomotorius posterior unter dem Opticusstiel, jenem so eng anliegend, daß ich die beiden nicht als getrennte Nerven unterscheiden konnte (Taf. XXII, Fig. 2, *n.ol.*). Er verläuft mit dem Nervus oculomotorius posterior bis kurz vor dessen Eintritt in die ventrale hintere Augenmuskulatur. Dort zweigt er sich von ihm ab und biegt schräg nach hinten und außen. Nach einem kurzen Stück tritt er in die Muskulatur der Augenhöhle ein und verläuft in dieser bis zum Geruchsorgan. Zu bemerken ist, daß bei älteren Tieren das Geruchsorgan bedeutend mehr geschlossen ist als bei jüngeren, ähnlich, wie dies WATKINSON bei *Sepiola* beschreibt. Bei *Sepia* ist der Verlauf des Nervus olfactorius ganz ähnlich wie bei *Rossia*. Er entspringt, wenigstens der Zeichnung nach, gesondert vom Nervus oculomotorius posterior, was bei *Rossia* bestimmt nicht zutrifft. Es ist bei *Rossia* durchaus nicht so leicht, wie das HILLIG für *Sepia* beschreibt, diesen Nerven zu verfolgen, weil man beim Herausnehmen des Augenbulbus diesen außerordentlich feinen Nerven meistens mit zerreißt. CHUN beschreibt bei *Chiroteuthis* ebenfalls diesen Nerven, der hier am ventralen Hinterrand des Opticus bei seinem Übergang in das Augenganglion entspringt. Die ganglionäre Anschwellung am Ursprung vermochte ich nicht festzustellen. Bei den RICHTERschen Formen entspringt der Nervus olfactorius ebenfalls oben vom Opticusstiel. Er läuft mit dem Nervus oculomotorius posterior bis zum Eintritt in den Augenmuskel, geht durch den Muskel und kurz danach durch den Knorpel hindurch nach außen in die Geruchsgrube. Nach WILLIAMS geht der Nervus olfactorius aus dem Pedalganglion hervor, läuft auf dem Knorpel, durchbricht diesen dann und geht in das Geruchsorgan hinein.

Nervus ophthalmicus inferior posterior.

Dieser verhältnismäßig dünne Nerv entspringt ein Stückchen unter dem eben beschriebenen und wenig oberhalb des Nervus infundibuli anterior (Taf. XXII, Fig. 2, *n.opht.i.p.*). Er verläuft im Orbitalknorpel in derselben Richtung wie der über ihm auf dem Knorpel liegende Nervus oculomotorius posterior. Fast am Ende des Orbitalknorpels tritt er aus diesem aus, biegt etwas nach vorn zu und ventral und zieht in der Muskulatur der Augenkapsel nach dem Lid und ist bis in dieses zu verfolgen. Auf diesem Wege gibt er viele kleinere Nebenästchen ab in die Muskulatur der Augenkapsel. HILLIG be-

schreibt diesen Nerven für *Sepia* ebenfalls; er hat ziemlich denselben Verlauf. Nur ist er hier ein Ast des Nervus infundibuli anterior, während er bei *Rossia* völlig gesondert von diesem entspringt. Bei den RICHTERschen Formen zweigt sich der Nervus ophthalmicus inferior — RICHTER stellt ja, worauf ich bei den Nerven des Brachialganglions noch kommen werde, den Nervus ophthalmicus inferior anterior für seine Formen in Abrede — von dem starken Stamm des Nervus infundibuli anterior ab. Er zieht durch den Knorpel nach oben, tritt durch ihn hindurch und biegt dann um auf den Knorpel. Nach einer Zweiteilung geht er in die Muskulatur bis zum Augenlid. CHUN beschreibt für *Chiroteuthis* einen Seitenast des Nervus infundibuli, der unserm Nerven seinem Verlauf nach wohl gleichzusetzen ist.

Nervus infundibuli anterior.

Dieser außerordentlich starke Nervenstamm entspringt, sehr der Ventralseite genähert, ebenfalls unterhalb des Opticusstieles (Taf. XXII, Fig. 2, *n.i.a.*). Er durchbricht sofort den Kopfknorpel, indem er direkt vorn an dem Statocystenknorpel, diesem anliegend, vorbei ventralwärts zieht. Am Hinterrande des Musc. adductor infundibuli posterior und damit auf der Dorsalseite des Trichters angelangt, gibt er zwei kleinere Zweige an diesen ab, biegt etwas nach vorn zu und außen und teilt sich in zwei bis drei starke Äste, die nach Abgabe von kleineren Nerven auch für den vorderen Trichteradductor sich in die Muskulatur des Trichters einsenken. Der vordere Ast gabelt sich nochmals und zieht vielfach sich verzweigend und anastomosierend zwischen den beiden Muskelschichten des Trichters nach vorn zur Spitze des Trichters und versorgt dabei auch mit sehr feinen Zweigen die Trichterklappe. Der andre Hauptast zweiteilt sich ebenfalls. Er versorgt hauptsächlich die hintere Partie des Trichters, u. a. mit feinen Ästchen, wie schon erwähnt, die vordere Trichterdrüse. Von dem Hauptstamm strahlen auch stets nach seinem Durchtritt durch den Knorpel ein paar plattgedrückte Nerven aus, die nach hinten zu unter dem Orbitalknorpel in der Muskulatur der Augenkapsel gegen den Retractor capitis sich verzweigen. Der Nervus infundibuli anterior verhält sich bei *Sepia* (HILLIG) ebenso, nur daß er sich in vier Hauptäste teilt. Eine Innervation der Trichteradductoren, der Trichterklappe und der Drüsen findet sich bei HILLIG nicht angegeben. CHUN hat bei seinem Nervus infundibuli eine Versorgung des Adductor infundibuli erwähnt. RICHTER beschreibt ebenfalls die seitlichen Äste des Nervus infundibuli anterior in der Augenkapsel, die Rami late-

rales, und auch sonst ist der Verlauf des Nerven mit dem bei *Rossia* sehr übereinstimmend, nur daß die Trichterklappe von einem besonderen unpaaren Nervus infundibuli medius, der bei *Rossia* nicht vorhanden ist, versorgt wird. WILLIAMS beschreibt bei *Loligo Pealii* ebenfalls Trichternerven, die durch ein Foramen hindurchtreten »in the pedal process to the siphon«. Während seines Durchtritts gibt der Nerv einen Ast ab, der in die Augenkapsel geht. Es scheint, daß dieser Nerv unserm Nervus infundibuli anterior entspricht. WILLIAMS beschreibt auch noch einen vor diesem entspringenden medianen Nerven, »which goes thru the pedal process and is distributed to the muscles of the lower side of the head«. Vielleicht entspricht dieser dem Nervus infundibuli medius RICHTERS.

Nervus postorbitalis.

Dieser Nerv entspringt etwas hinter dem Nervus ophthalmicus superior anterior am hinteren Rande des Nervus opticus (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *n.po.*). Er geht steil in die Höhe und durchsetzt den Kopfknorpel. Nach dem Austritt aus dem Knorpel tritt er durch einen vorderen Kopf des Musc. retractorius capitis und teilt sich danach in mehrere Zweige auf, die in den darüberliegenden Musc. nuchalis eintreten (Bezeichnung nach BROCK) und ihn reich versorgen. HILLIG erwähnt diesen Nerven zum erstenmal bei *Sepia*. Der Verlauf ist ganz ähnlich wie bei *Rossia*, nur entspringt der Nerv ziemlich hoch aus dem Ganglion cerebrale, nicht aus dem Ganglion pedale. CHUN nennt den Nervus postorbitalis ebenso bei *Chiroteuthis* wie bei *Spirula*, bei beiden aus dem Ganglion cerebrale entspringend. Bei den RICHTERschen Formen kommt der Nerv aus der »oberen Hinterecke des Ganglion pedale«. Der Verlauf und der Verbreitungsbezirk ist derselbe wie bei *Rossia*. Bei WILLIAMS ist der Nerv weder beschrieben noch auf den Zeichnungen zu finden.

Nervi ophthalmici superiores.

Unter diesem Namen erwähnt HILLIG für *Sepia* mehrere Nerven, die ich auch bei *Rossia* konstatieren konnte (Taf. XXII, Fig. 1 u. 2, *n.opht.a.*, *n.opht.p.*). Sie entspringen ebenfalls am hinteren Rande des Ganglion pedale, teils vor, teils hinter dem Nervus postorbitalis. Es sind leicht zwei getrennte Nerven zu unterscheiden.

Nervus ophthalmicus superior anterior.

Dieser stark abgeflachte ansehnliche Nerv teilt sich kurz nach seinem Ursprung in zwei starke Äste, zwischen denen die Art. ophthal-

mica läuft. Diese beiden Nerven ziehen über das Augenganglion und den weißen Körper hinweg — sie liegen dabei direkt unter dem Knorpel — nach außen und etwas schräg nach vorn zu bis an das Auge heran. Dort teilt sich jeder Nerv wiederum in mehrere Äste. Die Zweige des vorderen Nerven verästeln sich vielfach, treten durch das häutige Blatt, daß die Fortsetzung der Knorpelkapsel auf dem Auge bildet, nach oben hindurch und versorgen die auf diesem gelegenen Muskelschichten und die über dem Auge liegenden Hautpartien. Einige Äste gehen bis an das Augenlid und in den Sphincter oculi hinein. Die Zweige des hinteren Nervenastes versorgen die zwischen Argentea externa und interna liegende Augenmuskulatur. Ein hinten gelegener Nervenast läuft auf dem Bulbus hinten herum nach der Iris zu.

Nervus ophthalmicus superior posterior.

Der zweite dieser oberen Augennerven ist sehr stark abgeflacht und tritt etwas unter dem Nervus postorbitalis zusammen mit den beiden Nervi retractoris capitis aus. Er verläuft im hinteren Flügel des Augenknorpels, wenig unter der Oberfläche, nach außen. Kurz vor seinem Austritt aus dem Knorpel teilt er sich in zwei Äste, deren jeder nach seinem Austritt in einen der hinteren Augenmuskel, die an dieser Stelle am Knorpel inserieren, hineingeht und nach vorn zu in der Richtung auf die Iris weiterläuft. Ich vermochte ihn wegen seiner Zartheit und außerordentlich großen Durchsichtigkeit leider nicht weit zu verfolgen. Bei *Sepia* beschreibt Hillig dieselben Nerven, nur daß hier beide aus dem Ganglion cerebrale kommen. Der Verlauf und das Verbreitungsgebiet des Nervus ophthalmicus anterior deckt sich genau mit dem von *Rossia* — auch Chun beschreibt für *Chiroteuthis* einen Nervus ophthalmicus superior als einfachen schwachen Nerven mit demselben Verbreitungsgebiet —, während der Nervus ophthalmicus superior posterior bei *Sepia* in gleicher Richtung mit dem anterior laufend am Hinterrand des Ganglion opticum und des Bulbus bis in die Nähe der Iris geht; von einer Versorgung von Augenmuskeln durch diesen Nerven ist nichts beschrieben. Richter und Chun erwähnen nur einen Nervus ophthalmicus superior, der aus dem Hinterrand des Lobus basalis posterior entspringt und dasselbe Verbreitungsgebiet hat wie der vordere Augennerv bei *Rossia*.

Nervus oculomotorius anterior.

Dieser Nerv entspringt als breiter, bandförmiger Strang von der Seite des Pedalganglions, dort, wo dieses in das Brachialganglion über-

geht (Taf. XXII, Fig. 2, *n.om.a.*). Er liegt dem Ganglion eng an und zieht nach vorn und der Ventralseite. Nach kurzem Verlauf, dabei über den Knorpel hinwegziehend, teilt er sich in drei bis vier Äste, die in die vorderen ventralen Augenmuskeln hinein verlaufen. Bei *Sepia* tritt nach HILLIG der Nerv durch den Knorpel hindurch. Er kennt nur einen der auch bei *Sepia* vorhandenen drei vorderen ventralen Augenmuskeln, so daß wohl anzunehmen ist, daß sein Nervus oculomotorius anterior auch die beiden andern versorgt. RICHTER beschreibt bei seinen Formen ebenfalls einen Nervus oculomotorius anterior. Dieser verstreicht ebenso wie bei *Rossia* über den Knorpel vor dem Eintritt in den einen vorderen ventralen Augenmuskel. Kurz nach dem Ursprung hat sich der Nerv geteilt. Zwei breite, bandförmige Nerven gehen in die Augenhöhlenmuskulatur. Dem von CHUN beschriebenen Nervus oculomotorius setzt RICHTER, ebenso wie HILLIG, seinen Nervus oculomotorius anterior gleich, während er in dem eben erwähnten vorderen Zweig dieses Nerven CHUNS Nervus ophthalmicus inferior sieht. Der Zeichnung nach (Textfig. 15_{21}) ist dieser Nerv auch bei *Loligo Pealii* (WILLIAMS) vorhanden. Aus der Beschreibung ist nicht ganz klug zu werden.

Nerven des Ganglion brachiale.

Nervi brachiales und Nervus tentacularis.

Aus dem vorderen Ende des Brachialganglions treten auf jeder Seite fünf starke Nerven aus, die ersten vier, von oben gerechnet, gehen in die Arme — es sind dies die Nervi brachiales —, während der fünfte, der ganz eng anliegend mit dem vierten Armnerv zusammen entspringt, in den Tentakel hineingeht, der Nervus tentacularis (Taf. XXII, Fig. 2, *n.br.1, 2, 3, 4*; *n.t.*). Die bandförmigen Armnerven laufen auf dem Schlundkopf nach vorn zu, wobei sich der erste Armnerv nach der Dorsalseite zu, der vierte nach den Ventralseite zu wendet, der zweite und dritte dieser Nerven verläuft auf den Außenseiten. Ein kleines Stückchen vor dem vorderen Ende des Schlundkopfes, dort, wo die Armmuskulatur ansetzt, verdicken sich die Armnerven ein wenig zu Ganglien. Jedes dieser Ganglien ist mit dem der benachbarten Arme durch eine kräftige Commissur verbunden, so daß die acht Armnerven miteinander eine geschlossene Ringcommissur bilden. Von diesen Armganglien gehen viele kleinere Nervenäste in die umgebende Muskulatur, und an der Rückseite der Ganglien, dort, wo die Commissur ansetzt, treten noch feinere Nerven aus, aus jedem Ganglion einer, die direkt nach der Mitte zu ziehen und in

die Buccalpfeiler eintreten, wo sie sich stark verdicken und zu länglichen, walzenförmigen Ganglien anschwellen, von denen wiederum viele kleinere Nerven ausgehen. Es sind dies die Nervi pili buccalis (Taf. XXII, Fig. 2, *n.p.b.1, 2, 3, 4*). Diese Nerven sind zum erstenmal von CHUN beschrieben worden, in dem Werk über die Oegopsiden, ebenso wie die Buccalpfeiler und ihre Heftungen. Die Buccalpfeiler sind bei *Rossia* sechszählig, die beiden dorsalen ebenso wie die beiden ventralen zu einem verschmolzen. Nach CHUNS Ansicht ist die sechs- und die siebenstrahlige Form die abgeleitete, während normalerweise acht Buccalpfeiler vorhanden sind. HILLIG hat bei *Sepia*, bei der die siebenstrahlige Form vorhanden ist, gefunden, daß die beiden dorsalen Nerven in dem verschmolzenen dorsalen Buccalpfeiler zu einem Ganglion zusammentreten, ebenso RICHTER bei seinen Formen. Ich konnte bei *Rossia* eine ebenso interessante Bemerkung machen. In jedem der beiden verschmolzenen Pfeiler konnte ich zwei eng nebeneinanderliegende Ganglien feststellen, und zwar war eines weniger stark ausgeprägt als das andre, bei dem dorsalen Pfeiler das linke, bei dem ventralen das rechte. Dies ist meiner Ansicht nach ein unzweideutiger Beweis für die Annahme CHUNS. Zu erwähnen ist noch, daß die zweiten Arme dorsal, die dritten Arme ventral heften. Die Armnerven runden sich nach ihrem Austritt aus dem Ganglion ab und sind während ihres ganzen Verlaufes im Arm mit gleichmäßigem Ganglienbelag versehen. Sie geben zahlreiche dünnere Nerven an die umgebende Muskulatur ab, ebenso Nerven an die Saugnäpfe, die vor ihrem Eintritt in den Saugnapfstiel sich zu einem Ganglion verdicken, wie das ebenso HILLIG für *Sepia* und NIEMIC für *Sepioteuthis* feststellten. Was den Nervus tentacularis angeht, so läuft er erst ein Stückchen weit steil nach unten und tritt dann gleich seine Rundung behaltend in den Tentakel ein. Er verläuft hinaus bis zur Spitze, allmählich schwächer werdend, und gibt dabei Äste an die Muskulatur und in der Tentakelkeule Nerven für jeden Saugnapf ab. Eine ganglionäre Verdickung in der Tentakelkeule ist nicht vorhanden. Eine Einbeziehung des Tentakelnerven, wie sie CHUN für *Chiroteuthis* und auch RICHTER für seine Formen festgestellt hat, in die Armringcommissur konnte ich ebensowenig wie HILLIG für *Sepia* nachweisen.

Nervi antorbitales superiores.

Von dem vorderen Rande des Ganglion brachiale bzw. dem ersten Armnerven gehen diese Nerven — der Name ist von CHUN bei *Chiroteuthis* zum erstenmal gebraucht — ungefähr in der Dreizahl ab

(Taf. XXII, Fig. 2, *n.ant.s.*). Sie ziehen direkt nach oben und verzweigen sich reich in der dorsalen Pfeilermuskulatur. Ein stärkerer Strang, begleitet von etlichen dünneren, geht zwischen Pfeilermuskulatur und Augenkapsel hindurch auf die vordere dorsale Hälfte der Augenkapsel und verzweigt sich dort sowie in der anliegenden Armmuskulatur. Alle diese bandförmigen Nerven zeichnen sich dadurch aus, daß sie sehr oft anastomosieren. Sie verhalten sich bei *Sepia* ganz ähnlich (Hillig), ebenso wie nach Chun bei *Chiroteuthis* und bei den Richterschen Formen. Der auf die Augenkapsel übertretende Nerv findet sich bei diesen Autoren nicht beschrieben.

Nervi interbrachiales.

Diese kleinen Nerven entspringen zwischen und von den einzelnen Armnerven, mehr nach der Dorsalseite zu und versorgen die umliegende Pfeilermuskulatur (Taf. XXII, Fig. 2, *n.ibr.*). Sie sind bisher zuerst von Richter erwähnt, vorher noch nirgends, weder für Oegopsiden, noch für Octopoden. Richter hält die ersten Nervi antorbitales superiores, die Hillig vom ersten Armnerv entspringend einzeichnet, für entsprechende Nerven.

Nervi antorbitales inferiores.

Hinter dem dritten Armnerven entspringt aus dem Ganglion brachiale ein sehr breiter Nervenplexus, ungefähr sechs Nerven, die Nervi antorbitales inferiores (Taf. XXII, Fig. 2, *n.ant.i.*). Sie innervieren miteinander anastomosierend die ventrale Hälfte der Augenkapsel und die ventrale Pfeilermuskulatur, die vorderen mehr nach außen und vorn zu, die hinteren geradeaus und nach hinten zu. Chun hat denselben Verlauf für zwei Nervi antorbitales inferiores bei *Chiroteuthis* festgestellt; die Nerven sind hier zum erstenmal erwähnt und der Name vorgeschlagen; Hillig fand dasselbe Verhalten und denselben Verbreitungsbezirk der Nerven bei *Sepia* und Richter bei seinen Formen. Richter führt noch die doppelte Zusammensetzung der Nerven aus Fasern des Ganglion brachiale und des Ganglion pedale als besonders bemerkenswert und noch nie erwähnt an. Ich bin auch seiner Ansicht, daß genaueres erst durch mikroskopische Untersuchung festgestellt werden kann.

Nervus ophthalmicus inferior anterior.

Mit diesem Namen bezeichnet Hillig bei *Sepia* den vordersten und auch stärksten der Nervi antorbitales inferiores (Taf. XXII, Fig. 2, *n.opht.i.a.*). Dieser Nerv tritt bei *Rossia* ebenfalls am weitesten nach

vorn zu auf, als rundlicher Nerv gegenüber den andern abgeplatteten, wird aber kurz nachher von dem nächstfolgenden überschritten. Er geht ziemlich senkrecht in der Muskulatur der Augenkapsel hoch, an die er auch einige kleine, seitlich sehr zusammengedrückte Äste abgibt, und verzweigt sich in der Nähe des Lides. RICHTER stellt für seine drei Formen das Vorhandensein dieses Nerven entschieden in Abrede.

Nerven des Ganglion buccale superius.

Nervi labiales.

Die stärksten Nerven des Oberschlundganglions sind die drei Commissurenpaare, die Comm. cerebro-buccalis, die Comm. brachio-buccalis und die Comm. buccalis superior inferior. Außer diesen drei Paaren treten noch eine große Anzahl von Nerven vom vorderen Rand des Ganglions aus, ebenso wie auch zwischen der Brachial- und der Buccalcommissur. Die Anzahl der Nerven, die meistens zu zweit, oder auch allein, selten zu dritt austreten, beträgt bis zu 28 (Taf. XXII, Fig. 1, *n.lab.*). Diese Nervi labiales laufen auf einer durchsichtigen Membran in der obersten Muskelschicht des Schlundkopfes, dem Sinus buccalis externus aufliegend, nach vorn zu, reich verästelt, wohl auch öfters miteinander anastomosierend, bis an die Lippen heran. Die zwischen Brachial- und Buccalcommissur austretenden Nerven laufen über die Buccalcommissur hinweg zunächst etwas nach der Ventralseite, wo sie nach vorn umbiegend an den ventralen Teil der Lippen herantreten. Das Verhalten der Nervi labiales ist bei *Sepia* (HILLIG) ganz ähnlich, ebenso wie bei den RICHTERschen Oegopsiden, nur daß bei *Rossia* eine größere Anzahl dieser Nerven vorhanden ist. Zu erwähnen ist noch, daß CHUN diese Nerven bei *Chiroteuthis* nur in der Zweizahl festgestellt hat.

Nerven des Ganglion buccale inferius.

Nervus mandibularis.

Dieser Nerv tritt an der vorderen Ecke des Ganglions aus (Textfig. 1 u. 2, *n.md.*). Er verläuft auf der Muskulatur etwas im Bogen nach vorn zu und tritt an der Stelle, an der er nach außen hin einige kleinere Muskeläste abgibt, in die Muskulatur unter der Sublingualdrüse hinein. Er nähert sich mehr und mehr nach der Mitte zulaufend dem Ausführgang der hinteren Speicheldrüse und nimmt dabei bedeutend an Stärke ab. In seinen letzten Ausläufern ist er bis in das Subradularorgan zu verfolgen.

Nervus maxillaris.

Dieser bandförmige Nerv tritt am hinteren Ende der schmalen Seiten des Ganglions aus (Textfig. 1 u. 2, *n.mx.*), verläuft ein kleines Stückchen auf der Muskulatur parallel der Richtung des Oesophagus, um sich dann in drei bis vier Äste zu teilen, die sich in die Muskulatur des Oberkiefers einsenken.

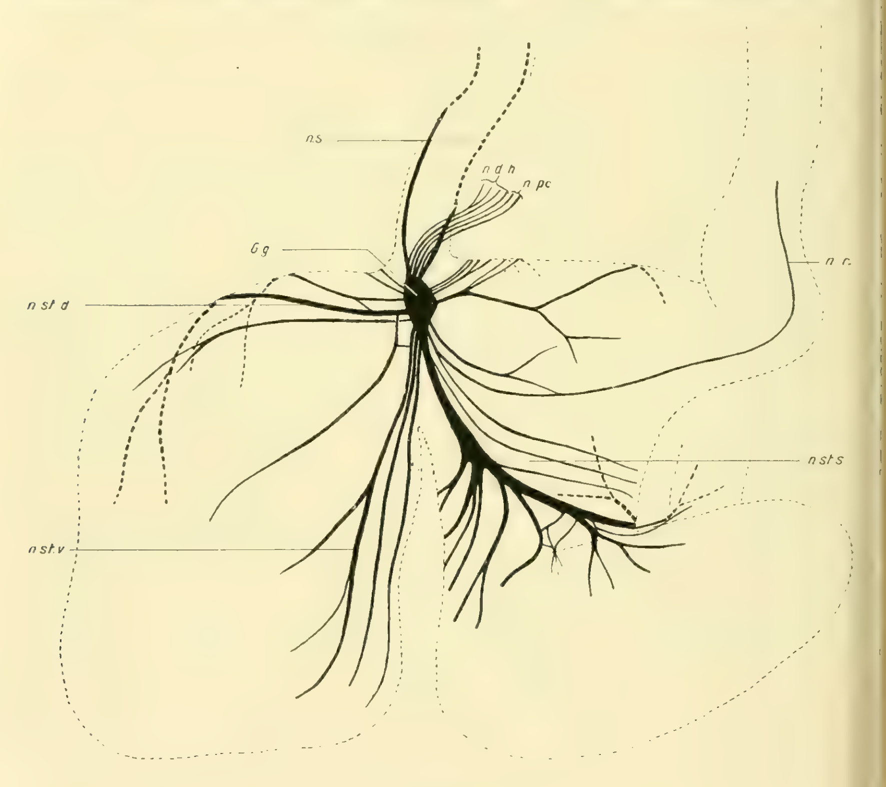
Andere Nerven des Ganglions.

Vom vorderen Rande des Ganglions treten dünne Nerven in der Sechszahl aus, zwei von ihnen einander sehr genähert (Textfig. 2, *n.l.*). Die Nerven laufen direkt nach vorn zu in die Muskulatur. Sie sind nicht sehr weit zu verfolgen, denn sie verdünnen sich sofort nach ihrem Austritt sehr stark. In bezug auf die Organe, die sie versorgen, schließe ich mich ganz HILLIGS Vermutungen an. (Zwei von diesen Nerven vermochte ich bis an die Art. buccales zu verfolgen.) Ebenso treten dünne Nerven auf der Unterseite des Ganglions in der Mitte aus: auf jeder Seite je ein ziemlich starker Nervenast, der sich verzweigt und in der Muskulatur in derselben Richtung wie der Nervus maxillaris verläuft. Zwischen diesen beiden tritt noch ein dünnerer, unpaarer Ast aus, der ebenfalls in die Muskulatur hineingeht, aber in der gleichen Richtung wie der Nervus mandibularis. Außer diesen drei Nerven gehen noch, dem Hinterrand genähert, mehrere dünne Ästchen in die Muskulatur. Alle diese Nerven des Unterschlundganglions finden sich in fast gleicher Weise schon bei HILLIG für *Sepia* und bei RICHTER für seine Formen beschrieben. RICHTER nennt die vom Vorderrande des Ganglions entspringenden Nerven direkt Nervi linguales.

Nervi sympathici.

Diese beiden Nerven treten am Hinterrande des Ganglions der Mittellinie genähert aus (Textfig. 2, *n.s.*). Sie müssen gleich scharf nach unten zu umbiegen, um auf den Oesophagus zu gelangen, an dessen Seiten sie durch das Gehirn- und den Speicheldrüsensinus hindurchziehen bis zum Magen, wo sie sich zum Ganglion gastricum vereinigen. Einmal konnte ich von der Hinterseite neben der linksseitigen Commissur einen dünnen Nerven beobachten, der an den Oesophagus herantrat und auf seine Ventralseite zog (vgl. HILLIG, S. 790). Dieses Ganglion ist dort, wo der Oesophagus in den Magen eintritt, gelegen, und wo dieser mit dem Magenblindsack zusammenstößt. Seine Gestalt ist die eines stumpfwinkligen Dreiecks, dessen lange Seite etwas nach außen gebogen ist (Textfig. 5, *G.g.*). Von dem Ganglion

geht eine große Anzahl wichtiger Nerven aus. An der vorderen Spitze treten die beiden Nervi sympathici ab, ein wenig voneinander entfernt. Zwischen ihnen tritt eine Gruppe feinerer Nervenfäden aus, links die Nervi ductus hepatici (*n.d.h.*), dem rechten Nervus sympathicus genähert die Nervi pancreatici (*n.pc.*). Erstere gehen an die Lebergänge heran und verzweigen sich in diesen reichlich, während die andern die Pancreaszotten innervieren. Von der nach dem Magen



Textfig. 5.

zu liegenden langen Seite des Ganglions treten hauptsächlich zwei Gruppen von Nerven aus; beide gehen auf den Magen. Dem vorderen Ende genähert entspringen mehrere Nerven, vier bis fünf an der Zahl, einer von ihnen sehr stark ausgebildet, die in gerader Richtung nach außen über die Ventralseite auf die Dorsalseite des Magens ziehen und sich dort reich verzweigen. Vereinzelt ließen sich Anastomosen beobachten. Ich nenne diese Nerven Nervi stomachi dorsales (*n.st.d.*). Neben diesen geht ein dünnerer Nerv auf die Ven-

tralseite. Die zweite Gruppe, drei bis fünf Nerven, tritt am andern Ende aus, und diese Nerven ziehen gerade nach hinten, teils auf der Ventralseite des Magens, teils auf der Seite, wo Magen und Magenblindsack aneinander liegen. Diese Nerven bezeichne ich als Nervi stomachi ventrales (*n.st.v.*). Am hinteren Ende des Ganglions, gegenüber den Nervi sympathici, nimmt ein Nerv seinen Ursprung, bei weitem der stärkste aller das Ganglion verlassenden Nerven. Er zieht hinüber nach dem Spiralmagen, gibt auf diesem Wege viele Äste auf die dem Magen anliegende Seite und ebenso auf den Spiralmagen selbst ab, um dann auf dessen Dorsalseite sich aufzulösen. Vorher versorgt er noch mit einigen Ästen den Blindsack und die Lebergänge an ihrer Einmündungsstelle. Diesem Nerven gebe ich die Bezeichnung Nervus stomachi coeci (*n.st.c.*). Auf der dem Magenblindsack zugekehrten Seite des Ganglions zwischen dem linken Nervus sympathicus und dem eben erwähnten Nervus stomachi coeci treten noch eine ganze Anzahl dünner Nerven aus, die alle auf die Ventralseite gehen, höchstens mit ihren Verästelungen bis auf die Dorsalseite reichen. Einer von ihnen, der direkt neben dem Nervus stomachi coeci abgeht, läuft ventral auf dem Enddarm, der Nervus recti (*n.r.*). Bei *Sepia* finden wir fast denselben Verlauf der abgehenden Nerven. Die Nervi ductus hepatici und die Nervi pancreatici gehen hier allerdings nicht zwischen den beiden Nervi sympathici, sondern links von ihnen ab. Ebenso läuft der Nervus recti auf der Dorsalseite, nicht ventral. Das Ganglion gastricum hat rhombische Gestalt. Die Verhältnisse sind von Chun bei *Chiroteuthis* fast ebenso beschrieben wie bei *Sepia*. Bei den Richterschen Formen verlaufen die Nerven, abgesehen von einigen kleinen Änderungen, die in der Gestalt des Magens ihre Erklärung finden, in ganz ähnlicher Weise.

Zusammenfassung des Nervensystems.

Das centrale Nervensystem der *Rossia macrosoma* besteht aus folgenden Ganglien: Ganglion cerebrale (S. 659), Ganglion viscerale (S. 661), Ganglion pedale (S. 662), Ganglion brachiale (S. 662), Ganglion buccale superius (S. 663) und Ganglion buccale inferius (S. 663).

Diese einzelnen Ganglien sind durch folgende Commissuren verbunden:

Comm. cerebro-buccalis (S. 661) zwischen Ganglion cerebrale und Ganglion buccale superius;

Comm. cerebro-brachialis zwischen Ganglion cerebrale und Ganglion brachiale;

Comm. brachio-buccalis zwischen Ganglion brachiale und Ganglion buccale superius;

Comm. buccalis superior inferior zwischen Ganglion buccale superius und Ganglion buccale inferius;

Comm. lateralis zwischen Ganglion cerebrale und Ganglion pedale.

Im peripheren Nervensystem sind folgende Ganglien zu erwähnen: Ganglion opticum (S. 665), Ganglion branchiale (S. 672), Ganglion stellatum (S. 674), Armnervenganglion (S. 685), Buccalpfeilerganglion (S. 686) und Ganglion gastricum (S. 689).

Folgende Commissuren sind im peripheren System vorhanden:

Comm. visceralis dorsalis anterior (S. 670),
Comm. visceralis dorsalis posterior (S. 672),
Comm. visceralis ventralis (S. 671),
Comm. interbrachialis (S. 685).

Von den einzelnen Ganglien entspringen folgende Nerven mit folgendem Verbreitungsgebiet:

I. Vom Ganglion cerebrale:
   1. Nervus opticus (S. 665) an die Retina.

II. Vom Ganglion viscerale:
   1. Nervus visceralis (S. 666) an die Vena cava (S. 667), die Trichterdepressoren (S. 667), den Tintenbeutel mit Tintendrüse (S. 670), den Musc. adductor pallii medius (S. 668), die Nidamentaldrüsen mit den accessorischen Drüsen (S. 671), den Nierensack, Herz (S. 671), Oviduct (S. 673), Kiemenvene, Kiemenarterie, Kiemenherz, die beiden Kiemenmuskeln und die Kieme selbst (S. 672).
   2. Nervus pallialis und Nervus retractoris capitis zum Mantel (S. 674) und zu der Flosse, bzw. zum hinteren Teil des Kopfrückziehers (S. 675/76).
   3. Nervus collaris (S. 676), einige Äste an die Leberkapsel und auf die beiden Blätter des Musc. collaris.
   4. Nervus collaris accessorius (S. 677).
   5. Nervus infundibuli posterior (S. 677) zum hinteren Teil des Trichters und der hinteren Trichterdrüse.
   6. Nervus venae cavae anterior (S. 678) zur Vena cava.

III. Vom Ganglion pedale:
   1. Nervi retractoris capitis anteriores (S. 679) an den vorderen Teil des Kopfrückziehers.

2. Nervi cristae und maculae staticae (S. 680) an die Crista und die Macula.
3. Nervus oculomotorius posterior (S. 680) an die hintere ventrale Augenmuskulatur.
4. Nervus olfactorius (S. 681) an die Geruchsgrube.
5. Nervus ophthalmicus inferior posterior (S. 681) in der Muskulatur der Augenkapsel nach dem Lid.
6. Nervus infundibuli anterior (S. 682) an den vorderen Teil des Trichters; außerdem zur Trichterklappe, in das vordere Trichterorgan und (Rami laterales) in den hinteren Teil der ventralen Augenkapsel.
7. Nervus postorbitalis (S. 683) zum Musc. nuchalis und der darüberliegenden Haut und zu einem vorderen Kopf des Musc. retractoris capitis.
8. Nervi ophthalmici superiores (S. 683) an die dem Auge dorsal aufliegenden Muskelschichten bis in die Nähe der Iris und an zwei hintere Augenmuskeln.
9. Nervus oculomotorius anterior (S. 684) an die vordere ventrale Augenmuskulatur.

IV. Vom Ganglion brachiale:

1. Nervi brachiales und Nervus tentacularis (S. 685) in die Arme bzw. den Tentakel.
2. Nervi antorbitales superiores (S. 686) an die dorsale Pfeilermuskulatur und den vorderen dorsalen Teil der Augenkapsel.
3. Nervi interbrachiales (S. 687) zur Pfeilermuskulatur in der Nähe der Armnervwurzeln.
4. Nervi antorbitales inferiores (S. 687) zur ventralen Pfeilermuskulatur.
5. Nervus ophthalmicus inferior anterior (S. 687) in die vordere ventrale Augenkapsel bis in die Nähe des Lides.

V. Vom Ganglion buccale superius:

1. Nervi labiales (S. 688) an die Lippen.

VI. Vom Ganglion buccale inferius:

1. Nervus mandibularis (S. 688) zur Muskulatur des Unterkiefers.
2. Nervus maxillaris (S. 689) zur Muskulatur des Oberkiefers.
3. Nervi linguales (S. 689) zur vorderen Speicheldrüse und dem hinteren Teil der Muskulatur des Schlundkopfes.

4. Nervi sympathici (S. 689 ff.) am Oesophagus hinab zum Magenganglion, von dem aus versorgt wird: das Pancreas, die Lebergänge, der Hauptmagen, Magenblindsack und Enddarm.

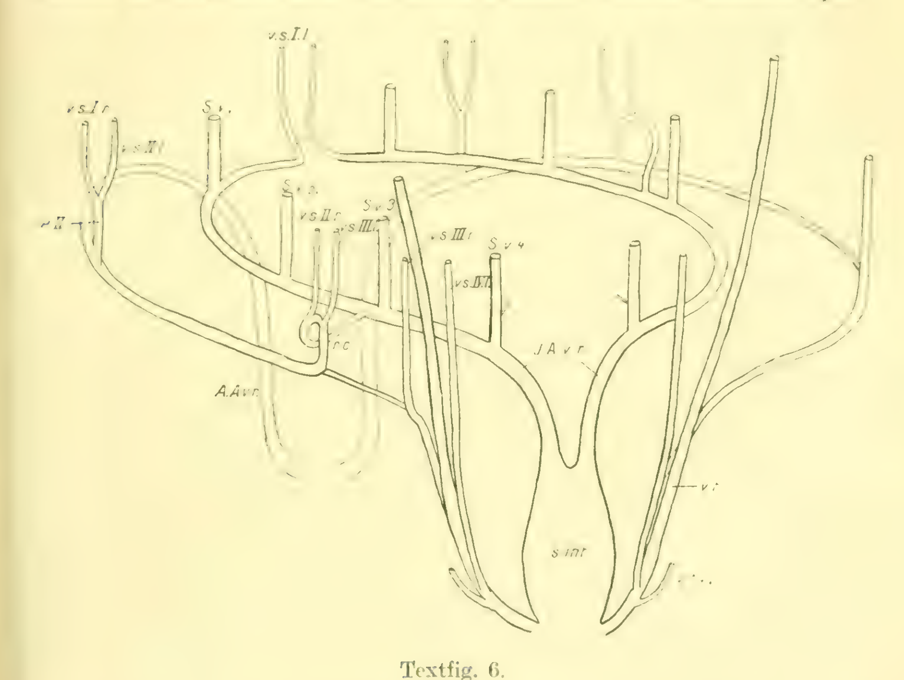
Ehe ich zur Besprechung des Blutgefäßsystems schreite, möchte ich kurz zusammenfassen, was bisher auf diesem Gebiete gearbeitet wurde. Hauptsächlich haben sich früher CUVIER, DELLE CHIAJE, und MILNE-EDWARDS mit Untersuchungen über dieses Gebiet beschäftigt. Letzterer hat die erste gute Arbeit darüber verfaßt, in der er auch, im Gegensatz zu CUVIER, nachgewiesen hat, daß der Kreislauf der Cephalopoden nur ein teilweise geschlossener ist und daß große Lacunen im Körper vorhanden sind. Von diesen glaubte DELLE CHIAJE, daß sie nur Aussackungen der Venenwandungen seien, während MILNE-EDWARDS einwandfrei nachwies, daß diese Lacunen keine eigentlichen Blutgefäßwandungen besäßen, sondern Hohlräume des Körpers seien. Diese Annahme ist bis heute die geltende geblieben. Zu erwähnen ist noch, daß CHUN die Lacunen bei den Cranchien für sekundär erweiterte Venen hält. Die erste genaue Bearbeitung des Blutgefäßsystems der Octopoden ist die von GRIMPE.

Ich beginne mit der Beschreibung des Venensystems und folge dabei der Circulationsrichtung. Die Orientierung ist die nach JATTA.

Arm- und Kopfvenen.

An jedem Arm läuft an der Außenseite direkt unter der Haut auf jeder Seite je eine Vene herunter nach dessen Basis, die Vena brachialis superficialis. Eine Ausnahme davon machen die beiden vierten Arme, bei denen diese Vene nur an einer Seite, der dem dritten Arm zugekehrten, zu konstatieren ist. Diese Venen sammeln zahlreiche kleinere Haut- und oberflächliche Muskeläste und anastomosieren mit den später noch zu erwähnenden Saugnapfvenen jeden Armes und mit der entsprechenden Vene der andern Seite. Die beiden korrespondierenden Venae brachiales superficiales des ersten und zweiten, sowie des zweiten und dritten Armes einer jeden Seite vereinigen sich an der Basis der Arme zu je einem »Primitivstamm« (GRIMPE), der Vena brachialis communis, die in der Furche zwischen den Armen, ihrerseits Haut- und Muskeläste aufnehmend, in eine starke Vene einmündet, die im Bogen an der Basis der Arme nach hinten und der Dorsalseite zu läuft, um das Auge auf der Dorsalseite herumzieht und durch die dorsale Pfeilermuskulatur in die Tiefe tritt, um in das hintere Ende des Sinus buccalis externus bzw. in die Vena perioeso-

phagealis einzumünden. Ehe ich weiter berichte, welche Venen sie außerdem auf diesem Wege aufnimmt, möchte ich noch bemerken, daß sie von der Einmündungsstelle des Primitivstammes 2 (siehe Textfig. 6, *P.II*) aus noch als dünne Vene im Bogen nach der Ventralseite zu weiter verläuft und in die auf der Seite des vierten Armes liegende Vena brachialis superficialis des dritten Armes eintritt. Diese Vene mündet ihrerseits wieder in die Tentakelvene und damit auch in den Sinus infrabuccalis, oder, wie WILLIAMS ihn nennt, Sinus brachialis, so daß man fast von einem Circulus venosus externus spre-



Textfig. 6.

chen könnte. Ich komme zu der vorerwähnten Vene zurück. Diese bekommt auf ihrem Verlauf von der die Augenkapsel bildenden Muskulatur und der darüberliegenden Haut zahlreiche kleinere Venen. Kurz nach dem Eintritt des Primitivstammes 2 bekommt sie vom Auge her noch eine stärkere Vene, die ihrerseits wieder aus zwei Ästen entsteht, die beide in der Muskulatur der Dorsalseite bis in die Gegend der Lider zu verfolgen waren, die Venae supraorbitales. Sie entsprechen wohl den gleichnamigen Venen bei den Octopoden (GRIMPE). Weiterhin münden beim Durchtritt durch die dorsale Pfeilermuskulatur von der nach innen und dorsal gelegenen Seite

mehrere Muskeläste und auch dünnere Venen von der Basis der ersten Arme. Ich komme jetzt zurück zu den übrigen Venae brachiales superficiales. Die beiden Venae brachiales superficiales zwischen den ersten Armen, die an der Basis durch eine dünnere Vene verbunden sind, treten zwischen den Armen in die Tiefe und gehen direkt über in den Circulus venosus internus. Dieser Venenring verläuft an der Innenseite der Basis der Arme unter der Haut, dort, wo die Haut vom Schlundkopf auf die Arme, diesen eng anliegend, übertritt. Dieser Ring geht dann zwischen den beiden vierten Armen hinunter nach dem Schlundkopf, wo er zusammen mit der entsprechenden Vene der andern Seite in den Sinus infrabuccalis einmündet. Der Circulus venosus internus bekommt an der Basis eines jeden Armes eine starke Vene, die Saugnapfvene, die an der Innenseite eines jeden Armes zwischen den Saugnäpfen direkt unter der Haut verläuft (Textfig. 6). Kurz vor der Einmündung der Saugnapfvene des zweiten Armes mündet noch eine dünne Vene ein, die vom äußeren Venenring, vom Primitivstamm 2 kommend, zwischen dem zweiten und dritten Arm hindurchtritt. Die Saugnapfvenen bekommen von jedem Saugnapf eine kleine Vene und kommunizieren durch kleinere Äste mit den Venae brachiales superficiales desselben Armes. Außerdem bekommt jede Saugnapfvene auf der Höhe der Armnervencommissur noch eine Vene, die vom Inneren des Armes herkommt, wo sie aus zwei Venen sich zusammensetzt, die rechts und links vom Armnerven bis zur Spitze des Armes verlaufen. Von diesen Venen geht auch manchmal noch ein Ast nach hinten zu am Nerv entlang. Diese beiden Armnervenvenen anastomosieren miteinander durch viele unter dem Nerv durchgehende Venen, die an den Nerv, die Arterie und das Bindegewebe der Nervenscheide herangehen. Von der Saugnapfvene der beiden vierten Arme geht noch je ein dünner Venenast zwischen den beiden Armen hindurch auf die ventrale Pfeilermuskulatur, wo er mehrere Muskel- und Hautäste aufnimmt. Die beiden Venen kommunizieren auch wohl miteinander. Es liegt die Ansicht nahe, sie vielleicht für ein Rudiment der betreffenden Venae brachiales superficiales zu halten. Ferner ist noch Erwähnung zu tun der beiden Venae brachiales superficiales zwischen dem dritten und dem vierten Arm. Die Vene des vierten Arms tritt von der Dorsalseite her hinüber auf die Tentakelscheide, läuft unter der Haut auf dieser hin, dabei viele kleine Venen von der Tentakelscheide hier aufnehmend, tritt dann hindurch durch diese und mündet von innen zugleich mit der entsprechenden Vene des dritten Armes in die Tentakelvene. Die Vene

des dritten Armes läuft von der Basis des Armes, wo sie den Ramus communicans des äußeren Armvenenringes aufnimmt, scharf umbiegend, fast im rechten Winkel, der Augenkapsel aufliegend, nach der Ventralseite zu, tritt dann in die Tentakelscheide ein und mündet nach kurzem Verlauf an derselben Stelle wie die des vierten Armes in die Vena tentacularis. Auf ihrem Wege nimmt sie einige stärkere Venen von der Ventralseite der Augenkapsel auf, die vielleicht der Vena circumorbitalis GRIMPES entsprechen, und ebenso mehrere Venen von der umgebenden Muskulatur. Die Vena tentacularis kommt von der Tentakelkeule, wo sie von jedem Saugnapf eine Vene aufnimmt, an der Innenseite des Tentakels unter der Haut verlaufend. An der Einmündungsstelle der beiden Venae brachiales superficiales mündet in sie auf der entgegengesetzten Seite noch eine neben dem Tentakelnerv verlaufende Vene, die sich etwas weiter oben aus zweien zusammensetzt, die rechts und links vom Nerven und der Arterie verlaufen und sich sonst genau so verhalten, wie die entsprechenden Armvenen. Sie anastomosieren mit der äußeren Tentakelvene. Die beiden Venae tentaculares münden an der Basis des Sinus infrabuccalis in denselben ein (Textfig. 7, *v.t.*). An derselben Stelle treten in diesen auch noch zwei von hinten aus der Pfeilermuskulatur kommende kleinere Venen ein.

Die Verhältnisse der Arm- und Kopfvenen sind in mehrfacher Beziehung von denen der Octopoden stark abweichend. Erstens ist hervorzuheben, daß der äußere Armvenenring nicht wie bei *Rossia* in die Vena perioesophagealis, also dorsal, mündet, sondern ventral direkt in die Vena cava sein Blut ergießt. Bei den Octopoden fehlen auch besondere Saugnapfvenen, wie sie bei *Rossia* in den inneren Armvenenring einmünden. Das Blut aus den Saugnäpfen wird mit von den Venae brachiales superficiales aufgenommen. Ein innerer Armvenenring ist bei den Octopoden auch nicht vorhanden, ebensowenig natürlich eine Kommunikation zwischen den beiden Venenringen und ein Sinus infrabuccalis. Der bedeutsamste Unterschied zwischen den Octopoden und *Rossia* scheint mir der, daß bei dieser Form die gesamte Menge des venösen Blutes aus dem Kopf und den Armen erst in die verschiedenen Sinus des Kopfes gelangt, so daß eine Ableitung auch durch den Sinus mesentericus und die Mesenterialvenen in die beiden Schenkel der Vena cava, ebenso wie durch die Ductus reunientes in die Vena cava erfolgen kann, während bei jenen das gesamte Blut sofort in die Vena cava kommt, abgesehen von der schwachen Verbindung des Sinus ophthalmicus mit dem Ductus Edwardsi. Die

v.s.I l.
S.v.1
v.s.I r.
J.A.R.
P.II.
sin.bucc.ext.
A.A.R.
s.b.i.
s.inf.
D.E.
v.oe.
S.m.
v.n.pall.
v.p.m.
v.n.a.
v.atr.d.
v.m.s.
v.m.d.
v.p.
v.ge.
v.t.
v.s.4
v.s.3
v.t.1
Dr.
v.i.d.
v.i.a.
v.i.p.
v.d.i.
v.c.
v.h.
v.n.v.
v.an.
v.go.I.
r.pall.
v.a.
v.br.l.
v.br.
a.br.
r.st.
v.abd.
v.go.II
v.n.

Textfig. 7.

andern Venen, die Vena circumorbitalis und die Vena supraorbitalis, ähneln sich wohl so ziemlich. HESCHELER scheint bei *Sepia* im Gegensatz zu HALLER nur den einen inneren Armvenenring festgestellt zu haben, der in einen großen die Mundmasse umgebenden Sinus, wohl den Buccalsinus, mündet, aus dem die Vena cava entspringen soll. Dieses Verhalten bei *Sepia* erscheint mir etwas zweifelhaft. WILLIAMS beschreibt für *Loligo Pealii* (S. 69) folgende Armvenen. Ein jeder Arm besitzt deren zwei, eine Saugnapfvene und eine Armnervenvene. Diese beiden Venen münden vereinigt (siehe seine Tafelfig. II, 8 u. 9) in den ovalen, flachen Sinus brachialis, der völlig meinem Sinus infrabuccalis entspricht. Die Vereinigung dieser Armvenen dürfte also dem Circulus venosus internus bei *Rossia* entsprechen, der allerdings bei *Loligo* nicht geschlossen ist. Der äußere Armvenenring fehlt ganz, ebenso wie die Venae brachiales superficiales, deren Funktion wahrscheinlich mit durch die Saugnapfvenen erfüllt wird.

Was die Symmetrieebene angeht, die man durch den Kopf legen kann, so ergibt sich aus der vorhergehenden Beschreibung, ebenso wie aus der beigegebenen Zeichnung (Textfig. 6) offenbar, daß diese Ebene für die Venen ganz genau dieselbe ist wie in bezug auf die Arterien und die Nerven. Die Decapoden stehen in dieser Beziehung im Gegensatz zu den Octopoden, deren Symmetrieebene in bezug auf die Venen GRIMPE recht merkwürdig konstruiert hat, was mir nicht ganz einleuchten will. Es müßte, nach seiner Figur zu urteilen, die Vena cava geradezu aus der Symmetrieebene heraus nach der Seite verlagert sein. Bei einem andern Octopoden, bei *Cirroteuthis*, liegen die Armvenen völlig in der Symmetrieebene der Armarterien und Nerven. Bei dieser Form geht, wie Herr EBERSBACH mir freundlichst mitgeteilt hat, rechts und links von der Vena cava je eine Vena brachialis superficialis für die innere Seite des betreffenden vierten Armes ab. Es ist also hier deutlich die Symmetrie gewahrt.

Sinus buccalis externus.

Der Sinus buccalis externus umschließt den ganzen Schlundkopf bis vor der Umschlagstelle der Lippenhaut an der Armbasis (Textfig. 7, 8, *s.b.e.*). Nach hinten zu läßt er auf der Dorsalseite ein bogenförmig ausgeschnittenes Stückchen frei, so daß die Muskulatur, die über dem Ganglion buccale superius gelegen ist, sichtbar wird. Er zieht an den Seiten hinunter bis an den Austritt des Oesophagus aus dem Schlundkopf und mündet dort durch eine ziemlich große Öffnung in

die Vena perioesophagealis. Auf der Ventralseite zieht er ebenso weit nach hinten. Auf der Dorsalseite tritt der große, den Schlundkopf umfassende Ringmuskel aus dem Sinus heraus und liegt ihm auf. Mit dem Sinus infrabuccalis steht der Sinus an der Mündung der beiden inneren Armringvenen in diesen durch mehrere große, fast symmetrisch gelegene Löcher in Verbindung. Die seitlichen Einbuchtungen, die Grimpe für die Octopoden beschreibt, sind bei *Rossia* nicht vorhanden, ebensowenig vermochte ich eine Vena infrabuccalis (S. 545) festzustellen. Williams beschreibt für *Loligo Pealii* zwei Buccalsinus, die durch ein spaltartiges Lumen, das wohl der Mündung des äußeren in den inneren Sinus bei *Rossia* entspricht, kommunizieren. Zu erwähnen ist noch, daß bei den Octopoden der Sinus externus in die Vena perioesophagealis übergeht.

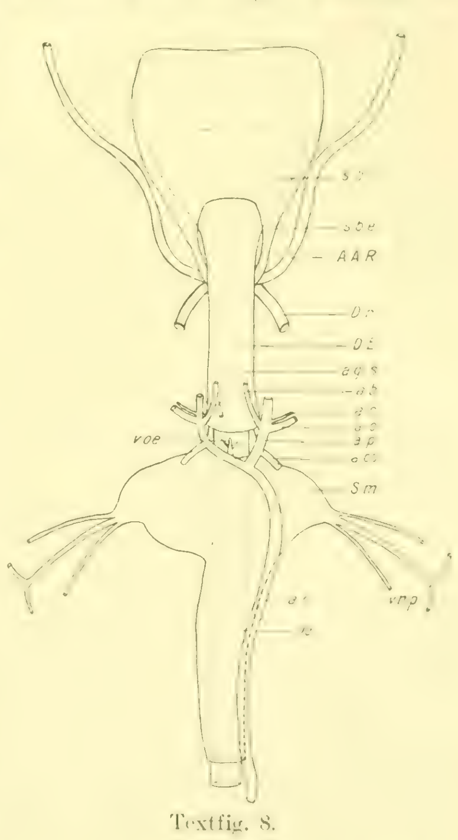
Sinus buccalis internus.

Dieser Sinus umgibt den Schlundkopf von hinten bis ungefähr zur Mitte. Er geht direkt in die Vena perioesophagealis über (Textfig. 7, 8, *S.b.i.*). Über ihm liegt die oberste dünne Muskelschicht des Schlundkopfs, und auf dieser bzw. in dieser wiederum das Ganglion buccale superius und die von diesem ausgehenden Nervi labiales. Die von dem Ganglion ausgehende Commissur, die Comm. buccalis superior inferior, tritt ein kleines Stückchen nach ihrem Austritt durch einen breiten Schlitz in den Sinus hinein und läuft in ihm bis zum Ganglion buccale inferius, das seinerseits völlig im Sinus eingebettet liegt. Der Speicheldrüsenausführungsgang tritt auf der Ventralseite vorn aus dem Sinus aus, und zwar anfangs noch ein Stück in einer mitaustretenden stärkeren Vene verlaufend. Außer dieser Vene treten in den Sinus noch an mehreren Stellen des vorderen Randes dünnere, oft miteinander anastomosierende Venen ein, die aus der Muskulatur des Schlundkopfes kommen. Der Sinus ist in ungefähr derselben Form bei *Loligo* (Williams) vorhanden, bei den Octopoden nicht. Grimpe ist das Vorhandensein des Sinus internus bei *Sepia* zweifelhaft. Ich vermag leider auch keinen Aufschluß darüber zu geben, da ich keine Gelegenheit hatte, ein injiziertes Exemplar daraufhin zu präparieren.

Sinus infrabuccalis.

Dieser Sinus liegt, wie schon mehrfach erwähnt wurde, auf der Ventralseite des Schlundkopfes dem Sinus buccalis externus eng auf, nur durch eine dünne Muskelschicht von diesem getrennt (Textfig. 6, 7, *s.inf.*). Er hat, von oben gesehen, eine länglich rechteckige Gestalt,

von der Seite gesehen die Gestalt eines rechtwinkligen Dreiecks, das mit der Hypotenuse dem Schlundkopf anliegt. Von dort aus, wo die beiden inneren Armringvenen in ihn eintreten, umgreift er, im Bogen nach der Dorsalseite und nach hinten zu ziehend, den Schlundkopf und mündet in die Vena perioesophagealis, an derselben Stelle wie der Sinus externus. An seinem Hinterrande münden die beiden Venae tentaculares. Alle drei sinuösen Erweiterungen münden, um dies zu wiederholen, in die Vena perioesophagealis, die an dieser Stelle auch noch die Vena ophthalmica und den rechts- und linksseitigen Ductus reuniens aufnimmt, die von der Ventralseite und schräg hinten herkommen. In dieser Vene verläuft, wie schon der Name besagt, der Oesophagus mit den beiden ihm aufliegenden Nervi sympathici, ferner die beiden Art. buccales und der Speicheldrüsenausführungsgang. Sie zieht unter dem Cerebralganglion, dem Brachial- und Pedalganglion aufliegend, hindurch auf das Visceralganglion und tritt an dessen hinterem Ende in den Sinus mesentericus über. Kurz vorher treten die Art. buccales auf der Dorsalseite in die Vene hinein, und an derselben Stelle liegt der Oesophagus ein Stückchen weit auf seiner Dorsalseite frei, so daß die Vena perioesophagealis ihn nur von unten und seitwärts umgreift. Bei *Loligo* ist der Sinus infrabuccalis vorhanden: in ihn münden ebenfalls die inneren Armvenen. WILLIAMS nennt ihn, wie schon erwähnt, Sinus brachialis. Eine Verbindung des inneren Buccalsinus mit dem Sinus mesentericus durch die Vena perioesophagealis ist bei *Loligo* nicht vorhanden; WILLIAMS erwähnt nur, daß vom Sinus internus eine Art Rohr den Oesophagus ein Stück weit begleitet.



Textfig. 8.

Es ist wohl anzunehmen, daß dieses Stück ein Überbleibsel der Vena perioesophagealis ist.

Sinus ophthalmicus.

Der Sinus ophthalmicus ist ebenso von becherförmiger Gestalt wie die beiden Sinus buccales, besonders der innere. Er umgreift das Auge bis ziemlich weit nach vorn. In ihm liegt das Ganglion opticum mit dem weißen Körper. Der Sinus ist nur durch ein außerordentlich kurzes Stück, die Vena ophthalmica, mit der Vena perioesophagealis oder, wie GRIMPE dieses Gefäß zu Ehren seines Entdeckers MILNE-EDWARDS genannt hat, mit dem Ductus Edwardsi verbunden. Es ist sehr schwer, alle diese verwickelten Verhältnisse zu präparieren, wegen der außerordentlich eng aneinanderliegenden Augen. Ich möchte auch nicht unerwähnt lassen, daß es mir fast schien, als ob die Vena ophthalmica nicht direkt in den Ductus Edwardsi münde, sondern ein Stückchen von diesem weg in den Ductus reuniens vor seinem Eintritt in den Kopfknorpel. Bestimmtes möchte ich darüber nicht sagen, da mir nur ein injiziertes Exemplar zur Verfügung stand und so eine Nachprüfung unmöglich wurde. Bei GRIMPE mündet der Augensinus durch eine deutliche Vena ophthalmica in die suprainfundibulare Erweiterung der Vena cava, und ist ebenso wie bei *Rossia* durch die Vena pharyngo-ophthalmica mit der Vena perioesophagealis verbunden. Bei *Loligo* (WILLIAMS) liegen diese Verhältnisse insofern ganz anders, als aus dem Augensinus, der ebenso becherförmig ist, die Vena cava hervorgeht, aus zwei sich verbindenden Venen, die vom Sinus herkommen und nach der Ventralseite ziehen. Eine Vena perioesophagealis ist bei dieser Form, wie gesagt, nicht vorhanden, nur angedeutet, und in diesen Kanal mündet der Augensinus ebenfalls ein, allerdings nicht mit einer deutlich abgesetzten Vena ophthalmica, etwas hinter der Mündung des äußeren in den inneren Buccalsinus. — Ob ein Sinus, der das Gehirn umgibt, bei *Rossia* vorhanden ist, vermag ich nicht bestimmt zu sagen, wegen der Art der Injektion, die vom Augensinus aus erfolgt, und bei der sehr leicht Injektionsmasse in die das Gehirn umgebenden Gewebe gelangt. Es ist aber wohl zu vermuten, denn ich habe stets dem Cerebralganglion aufliegend Reste von Blut gefunden. GRIMPE erwähnt für die Octopoden Aussackungen des Ductus Edwardsi, die sich von hinten aus dem Gehirn anlegen. Dies ist bei *Rossia* keineswegs der Fall. Eher würde der Sinus bei dieser Form dem »cephalic sinus« entsprechen, den WILLIAMS für *Loligo* beschreibt. Dieser umgibt die Schlundringmasse und mündet in den

Rest der Vena perioesophagealis; die Stelle hat Williams nicht genau feststellen können.

Sinus mesentericus.

Dieser Sinus verbreitert sich nach dem Eintritt der Vena perioesophagealis bedeutend, nach vorn zu dem Statocystenknorpel, nach hinten zu der Leber eng anliegend, nach rechts und links, dadurch gleichsam in zwei Zipfel ausgezogen (Textfig. 7, 8, *s.m.*). Ebenso tritt der Sinus spitz auslaufend in die Tiefe in der Richtung nach dem Diaphragma musculare. Vom vorderen Leberende aus zieht der Sinus weiter nach hinten als einfaches starkes Rohr von gleichbleibendem Umfang in einer Furche in der Leber bis an das hintere Ende der Leberkapsel. Dort treten aus ihm der Oesophagus und die beiden Venae mesentericae aus. In dem Sinus verläuft der Oesophagus, die beiden Nervi palliales und die beiden Nervi viscerales. Ebenso liegt in seinem vorderen Teile die unpaare Speicheldrüse, während die Art. cephalica rechts neben ihm nach vorn zieht. Der Oesophagus läuft von der Vena perioesophagealis aus bis dahin, wo der Sinus wieder auf der Leber aufliegt, auf einem breiten Aufhängeband. Die Nervi viscerales laufen in dem unpaaren Zipfel und gehen kurz nach ihrem Austritt durch das Diaphragma hindurch. Die Nervi palliales laufen schräg nach außen, mit einem dünnen Faden an der Wand des Sinus befestigt, von ihrem Austritt aus dem Ganglion bis kurz vor ihrem Durchtritt durch die Leberkapsel. Die Speicheldrüse liegt, wie schon erwähnt, im vorderen Teil des Sinus über dem Oesophagus. Sie ist ebenfalls mit mehreren Bindegewebsfasern oben an der dorsalen Wand des Sinus befestigt. Der Ausführungsgang und ihre Arterie gehen nach vorn zu dem Oesophagus anliegend in die Vena perioesophagealis. Der Sinus nimmt noch mehrere Venen auf. Eine kleine, reich verzweigte Vene kommt von dem dorsalen, außerhalb der Vena perioesophagealis liegenden Teil des Oesophagus, die Vena oesophagealis (Textfig. 8, *v.oe.*). An der Spitze der seitlichen Zipfel des Sinus treten mehrere Venen ein, drei bis vier, darunter eine bedeutend stärker als die andern. Von diesen kommen zwei oder drei von den inneren Wandungen der Leberkapsel, während eine vom Übergang des Nervus pallialis in das Ganglion stellatum, das sie auch mit versorgt, herkommt, wo sie mit einem Ast der Vena pallialis kommuniziert. Sie nimmt ebenfalls noch einen Ramus profundus auf, der mit dem Nervus pinnalis aus der Tiefe der Muskulatur kommt und mit Ästen der Vena pinnalis in Verbindung steht (Textfig. 8, *v.n.pall.*). Diese Vena

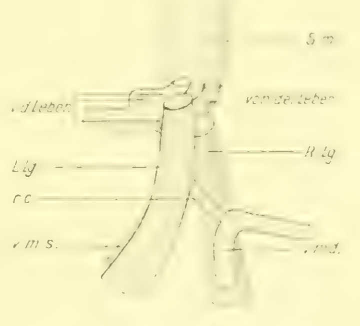
nervi pallialis, wie ich sie nennen möchte, zieht von dem Ganglion aus immer mit dem Nerven, teils auch zwischen den beiden Ästen des Nervs, tritt mit ihm durch die Leberkapsel, nimmt noch einige Äste von deren innerer Wandung auf und tritt dann an derselben Stelle wie der Nervus pallialis in den Sinus ein. Der Sinus mesentericus ist bei den Octopoden, bei denen er die primäre Leibeshöhle darstellt, was schon MILNE-EDWARDS wußte, wesentlich umfangreicher, denn in ihm liegt der größte Teil des Verdauungstractus. Eigentlich ist bei *Rossia* nur noch sein vorderster Teil, die Pars salivalis, erhalten. — In den Sinus münden ebenso wie bei *Rossia* die Mesenterialvenen ein. Die rechte Vene zwischen dem Vorderabschnitt und der Pars gastrica, die linke Vene zwischen der Pars gastrica und der Pars coecalis. Bei *Loligo Pealii* (WILLIAMS) ist der Sinus sehr zurückgebildet, indem auch nur noch die Pars salivalis vorhanden ist, die gerade eben noch die Speicheldrüsen umhüllt. Der Sinus steht nicht mehr mit dem Sinus buccalis internus und dadurch mit dem Kopf durch den Ductus Edwardsi in Verbindung, sondern ergießt sein Blut durch eine von der Dorsalseite nach der Ventralseite ziehende Vene in die Vena cava. Größere Venen nimmt er nicht auf (Textfig. 8 und 9).

Mesenterialvenen.

Am unteren Ende des Sinus, der bis an das Ende der Leberkapsel herangeht, besitzt dieser zwei Öffnungen, die unter dem austretenden Oesophagus liegen (Textfig. 9). In die rechts gelegene Öffnung mündet durch ein verbindendes Stück, das zwischen den beiden Lebergängen hindurch nach links geht, die linke Vena mesenterica, die auf dem linken Lebergang nach hinten zu zieht. In dieses verbindende Stück münden wiederum von unten zwei Venen, die aus dem ventralen Teil der Leber kommen, eine in der Nähe des Sinus, die andre am Übergang des Verbindungsstückes in die Mesenterialvene. Die linksgelegene Öffnung geht in ein kurzes Venenstück, das oberhalb des linken Lebergangen verläuft, und in das ebenfalls zwei Venen aus der Leber einmünden. Eine Kommunikation dieser kurzen Vene findet sich links vom linken Lebergang, mit der linken Mesenterialvene.

Die Vena mesenterica dextra tritt in den Harnsack ein, ein Stückchen dorsal von der Vena genitalis, und nimmt gleich nach dem Eintritt eine kleinere Vene auf, die die Harnsackwandung in der Umgebung ihrer Mündung versorgt. Sie verläuft an der äußeren Seite des Harnsacks nach der Ventralseite, verbindet sich dort mit der Vena

genitalis und mündet mit ihr vereinigt in den rechten Schenkel der Vena cava. Ich verfolge die Vene jetzt entgegengesetzt der Zirkulationsrichtung. Sie teilt sich sofort nach ihrem Austritt aus dem Harnsack in zwei große Hauptvenen, von denen die eine Äste an den Magen sendet, die andre an die rechte Seite des Pancreas und an den Enddarm. Der erste Ast zweigt sich gleich nach dem Durchtritt durch den Harnsack ab, teilt sich nach kurzem Verlauf in zwei Hauptäste, die sich beide auf dem Magen ausbreiten, und von denen der nach innen zu gelegene sich sofort verzweigt, während der nach außen zu verlaufende mit einer andern Vene, die von der Dorsalseite von der linken Mesenterialvene heraufkommt, sich vereinigt. Die rechte Vena mesenterica mündet durch ein verbindendes Stück zwischen den beiden Lebergängen in die der linken Seite. Nachzutragen wäre noch, daß in die rechtsseitige Mesenterialvene noch während ihres Verlaufs im dorsalen Nierensack die Herzvenen einmünden.



Textfig. 9.

Die Vena mesenterica sinistra tritt aus dem linken Teil des dorsalen Harnsacks aus, läuft hinüber zu der Austrittstelle der beiden Lebergänge, die fast übereinander liegen, und gibt einen Ast an den rechtsseitigen Lebergang ab, auf dem er sich dreiteilt. Dann läuft sie auf der Außenseite des linksseitigen Leberganges hinunter nach dessen Einmündungsstelle in den Blinddarm und gibt auf diesem Wege mehrere Äste an diesen Lebergang ab. Ein andrer Ast geht hinüber nach dem Mesenterium des Magens und des Blindsacks und teilt sich dort. Der stärkere dieser Zweige geht durch das Mesenterium hindurch, während der andre hinüber nach dem Oesophagus geht und sich dort aufteilt. Der oben erwähnte stärkere Ast geht hinter dem Lebergang herum auf die andre Seite hinüber zur Außenseite des Magens, gibt mancherlei Äste an diesen ab und kommuniziert dann mit dem einen Magenast der rechten Mesenterialvene. Zum Schluß möchte ich nochmals erwähnen, daß die Mesenterialvenen während ihres Verlaufs durch den Harnsack Venenanhänge tragen.

Bei den Octopoden mündet die linksseitige Vena mesenterica in den mittleren Teil des Sinus, während die Vena mesenterica dextra gerade auf der Grenze zwischen dem vorderen und dem mittleren

Abschnitt einmündet, zum Teil in den vorderen, zum Teil in den mittleren. Eigentlich wäre zu erwarten gewesen, daß bei *Rossia* wegen der Obliteration der beiden hinteren Sinusteile die rechte Vena mesenterica in den Sinus einträte, anstatt umgekehrt. Als besonders interessant erwähnt GRIMPE, daß in einigen Fällen die Vena genitalis in die rechtsseitige Vena mesenterica einmündete; er hält dieses Vorkommen für nicht gerade selten. Er führt ferner als bemerkenswert an, daß bei den Decapoden die Vena genitalis in die rechte Vena mesenterica mündet und kommt beim Vergleich mit dem oben erwähnten Verhalten der Octopoden zu dem Schluß, daß die Vena genitalis der Decapoden der Vena mesenterica dextra der Octopoden homolog sei. Phylogenetisch soll sich die rechte Vena mesenterica »vom Sinus vorn emanzipiert und dann vor der völligen Obliteration des hinteren Sinusteiles von demselben abgeschnürt haben«. Auf diesem Stadium dürfte demnach *Rossia* stehen geblieben sein; die rechte Vene ist mit dem Sinus nur noch durch die linke verbunden. Für eine derartige Entwicklung soll die relativ weit vorn liegende, gar nicht der Lage der Keimdrüse entsprechende Mündung der Vena genitalis sprechen, wie sie NAEF auch für *Sepia* angibt, und die sich bei den Myopsiden gleich nach der Teilung der Vena cava in ihre Schenkel finden soll. Dies ist bei *Rossia* nicht zutreffend; die geringe Verlagerung nach vorn ist durch die Lage des Herzens bedingt, unter dem die Vena genitalis erst hindurchlaufen muß, damit sie von der Dorsalseite her münden kann. Es wäre sehr interessant, das Verhalten der Mesenterial- und Genitalvene auch bei andern Decapoden (außer *Loligo*) kennen zu lernen. Bei *Loligo* sind die Mesenterialvenen zu Lebervenen, in deren rechte die Vena genitalis mündet, geworden und haben die Verbindung mit dem hier außerordentlich kleinen Sinus völlig verloren.

Vena cava.

Von der Vena perioesophagealis zieht, wie schon gesagt, auf jeder Seite ein starker Ductus reuniens (Textfig. 7, 8, *D.r.*) an dem Pedalganglion vorbei durch den Knorpel nach der Ventralseite. Er tritt durch ein Loch im Knorpel hinüber zur Basis des Trichters, wo er gemeinsam mit dem der andern Seite in die suprainfundibulare Erweiterung der Vena cava mündet. Das venöse Blut aus den beiden Armringen und vom Kopf wird also durch diese beiden Ductus reunientes und die beiden Venae mesentericae (durch Vermittlung des Sinus mesentericus) in die Vena cava übergeführt, während bei den

Octopoden das gesamte Blut aus Armen und Kopf, abgesehen vom Sinus ophthalmicus, direkt in die Vena cava mündet. An der Einmündungsstelle der beiden Ductus reunientes findet sich in der Vena cava eine große segelförmige Klappe von länglich rechteckiger Gestalt, die augenscheinlich eine Rückstauung in die Ductus verhindern soll. Zu bemerken ist, daß ich verschiedene Nerven bis in die Klappe hinein verfolgen konnte, Zweige des Nervus visceralis und des Nervus infundibuli posterior, die Nervi venae cavae anteriores und posteriores. Bei den Octopoden ist nur ein unpaarer starker Ductus reuniens vorhanden. Er stellt die Verbindung dar zwischen dem Sinus buccalis (externus) und der Vena cava. Kurz vor der Einmündung in diese teilt er sich in zwei die vorderen Trichternerven umfassende Äste. Es ist dies wohl als eine Anlage zur völligen Teilung aufzufassen. Bei *Loligo* sind keine eigentlichen Ductus reunientes vorhanden. Ihnen entsprechen vielleicht die beiden aus dem Augensinus kommenden Gefäße, die dann die Vena cava bilden. An deren Einmündungsstelle befindet sich ebenfalls eine Venenklappe.

An derselben Stelle wie die beiden Ductus reunientes münden vom Trichter her kommend zwei sehr starke Venen ein, die beiden Venae infundibuli anteriores, und in der Mitte zwischen diesen beiden eine unpaare Vene, die Vena infundibuli dorsalis (Textfig. 7, *v.i.a.*, *v.i.d.*). Letztere Vene schlängelt sich auf der Dorsalseite von der Trichtermündung her herunter. Vorn an der Trichtermündung nimmt sie zwei korrespondierende Venen auf, die beide mit einem Ramus lateralis der Vena infundibuli anterior kommunizieren. Auch nimmt sie eine Vene auf, die aus der Trichterklappe Blut bringt. Die beiden Venae infundibuli anteriores liegen nach der Ventralseite des Trichters und etwas nach vorn zu. Sie nehmen jederseits drei größere Venen auf, eine, die am Trichter seitwärts herüberkommt, eine von der Innenseite von hinten her und eine von der Ventralseite. Eine seitlich gelegene Vene, der Ramus lateralis, bringt Blut vom vorderen Ende des Trichters, wo sie zwei Venen aufnimmt, deren eine, dorsal nach der Mitte zu gelegen, mit einem Ast der oben erwähnten Vena infundibuli dorsalis kommuniziert, während die andre von der Ventralseite heraufkommt. Die Vene nimmt nach ihrer Vereinigung mehrere reich verzweigte Venen, ungefähr sieben an Zahl, die von der Ventralseite kommend in fast rechtem Winkel einmünden, auf. Diese Venen stehen in ihren feineren Verästelungen mit den entsprechenden Gefäßen der Gegenseite in Verbindung. Ebenso bekommt sie mehrere Muskeläste von der Dorsalseite des Trichters. Die von der Ven-

tralseite kommende Vene, der Ramus ventralis, setzt sich zusammen aus mehreren Venen, die ebenfalls von der Ventralseite des Trichters, aber mehr nach hinten zu als die des Ramus lateralis kommen. Sie besteht hauptsächlich aus zwei Ästen, deren einer weiter nach hinten zu gehend mehr die untere seitliche Partie der Muskulatur versorgt, während der andre von der ventral gelegenen Muskulatur herkommt, dabei mit dem der andern Seite in Austausch stehend. Sie nimmt an dieser Stelle auch noch zwei Äste auf, die von der inneren Wand des Trichters herauskommen, wo sie die Trichterdrüsen versorgen. Bei den Octopoden dienen der Versorgung des Trichters zwei Venenpaare, die Venae infundibuli anteriores, die in die Venae circumorbitales einmünden, also zu dem Armvenenring gehören, und die Venae infundibuli laterales, sowie eine unpaare, ziemlich starke Vene, die Vena infundibuli propria, die von der oberen Wand des Trichters kommt. Letztere entspricht wohl unserer Vena infundibuli dorsalis, während die Venae infundibuli laterales, um dies gleich vorweg zu nehmen, unsern Venae infundibuli posteriores zu entsprechen scheinen. Bei *Loligo Pealii* (Williams) finden sich Venen des Trichters weder beschrieben noch abgebildet.

Ich komme zurück zu der Vena cava und der suprainfundibularen Erweiterung, wobei zu bemerken ist, daß diese bei weitem nicht so stark ausgeprägt erscheint wie bei den Octopoden. Die Vena cava zieht in ziemlich gerader Richtung weiter nach hinten zu, überdeckt von der Trichtermuskulatur, und biegt kurz vor ihrem Eintritt in den Nierensack ziemlich stark nach rechts zu aus, durch den Enddarm aus der Mittellinie herausgedrängt, und liegt auch noch bei ihrem Eintritt in den Nierensack etwas asymmetrisch. Während ihres Verlaufes bis zum Nierensack nimmt sie noch mehrere Venen auf, die beiden Venae infundibuli posteriores, die beiden Venae musc. depressores infundibuli und die Vena hepatica (Textfig. 7, *v.i.p.*, *v.d.i.*, *v.h.*). Um zunächst die beiden hinteren Trichtervenen zu besprechen, so bringen diese Blut von der Muskulatur des dorsalen hinteren Teiles des Trichters, der Muskulatur um den Anheftungsknopf herum und von diesem selbst. Von dem Anheftungsknopf aus läuft sie auf der Muskulatur herum auf das hintere Blatt, tritt dort heraus, macht einen Knick nach hinten, nach kurzer Zeit noch einen wieder nach vorn zu und tritt im Bogen laufend in die Vena cava in der Nähe des Diaphragma musculare ein. Sie liegt dabei über den Nervi viscerales. Kurz nach ihrem Austritt aus der Trichtermuskulatur nimmt sie noch zwei kleinere Venen auf, deren eine auch aus der Trichtermuskulatur

kommt, die andre dagegen aus dem Adductor infundibuli anterior. Weiterhin mündet in die Vena cava kurz nach ihrem Eintritt in den Eingeweidesack direkt an der Anheftungsstelle des Musc. adductor pallii medianus jederseits eine Vene, die in dem Adductor infundibuli posterior verläuft und aus diesem und der Haut viele Äste sammelt. Kurz vor ihrem Eintritt nimmt sie noch mehrere Venen auf, eine davon aus dem vorderen Kopf des Adductor pallii medialis, die andre von der Oberfläche des Eingeweidesacks und der umliegenden Haut, und zuletzt auch noch Venen aus dem Depressor infundibuli, die sich auf dessen Oberfläche und in der darüberliegenden Haut netzartig reich verzweigen. Bei den Octopoden mündet ebenfalls ein Venenpaar in die Vena cava, das Blut von dem Depressor infundibuli bringt, denen bei *Rossia* ganz entsprechend. Bei WILLIAMS finde ich diese Venen nicht beschrieben.

Dort wo die Ausbiegung ber Vena cava beginnt, bekommt sie noch von der Dorsalseite her ein unpaares, großes Gefäß, die Vena hepatica, die an dieser Stelle durch die Leberkapsel hindurchtritt. Diese Vene setzt sich hauptsächlich aus drei Stämmen zusammen, einem, der von der Dorsalseite heraufkommt, und zwei andern, die das Blut aus den nach hinten ausgezogenen Zipfeln der Leber herbeibringen. Diese Äste teilen sich reich in eine Art Maschenwerk in der Leber auf. Die Einschnürung kurz vor der Mündung in die Vena cava, die GRIMPE beschreibt, konnte ich nicht beobachten. Bei den Octopoden mündet die Vena hepatica an fast derselben Stelle. Die Verengerung an der Mündung verhindert, daß zuviel Blut aus den Armen in die Leber kommt. WILLIAMS beschreibt für *Loligo Pealii* (S. 61) ebenfalls Lebervenen, die aber nicht unpaar außerhalb des Nierensackes in die Vena cava münden, sondern innerhalb desselben in die Schenkel der Vena cava. Sie bekommen auch Blut vom Pancreas und den Lebergängen. Die rechte Vene vereinigt sich vor ihrer Einmündung mit der Vena genitalis. Es sind anscheinend Reste der Mesenterialvenen, wenigstens nach dem Verbreitungsgebiet und der Einmündung der Vena genitalis zu urteilen.

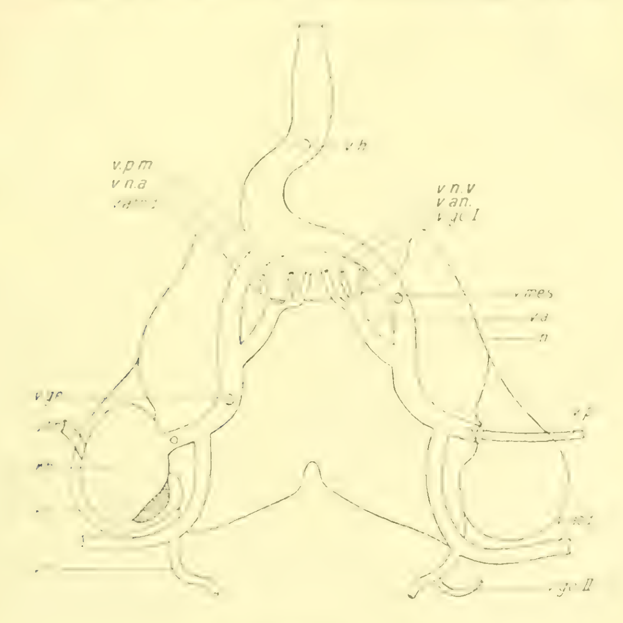
Der Nierensack und seine Venen.

Kurz vor dem Eintritt in den unpaaren Nierensack teilt sich die Vena cava in die beiden Hohlvenenschenkel. Diese beiden Schenkel verlaufen auf jeder Seite zunächst in dem dorsalen Teil des Nierensacks, dabei Venenanhänge tragend (Textfig. 10). Zu erwähnen ist hierbei noch, daß auch die Vena cava selbst ein kleines Stück vor

ihrer Teilung, dort, wo sie mit der Dorsalseite dem dorsalen Sack aufliegt, Venenanhänge trägt. Während des Verlaufes in dem dorsalen Harnsack nimmt der linke Schenkel die von unten herkommende linke Vena mesenterica auf. Beide Schenkel treten dann durch je ein Loch in den ventralen Nierensack ein. Hier empfangen sie mehrere Venen. Zunächst im ersten vorderen Drittel je eine starke Vene, die von der Mitte der Ventralseite herkommt und Blut vom Enddarm, vom Tintenbeutel und dem Oviduct bringt, die Vena anterior. Ein Stück vor dem Eintritt der Vena cava-Schenkel in das Kiemenherz kommt vom hinteren äußeren Zipfel des Nierensacks jederseits die Vena abdominalis und direkt nach dieser die Vena pallialis. Alle diese Venen sind mit Venenanhängen reich versehen, mit Ausnahme der letzterwähnten, die sofort aus dem Nierensack austreten, ebenso die Hohlvenenschenkel, mit Ausnahme eines kleinen Stückes, währenddessen sie an der dorsalen Wand des Nierensackes angeheftet sind. In den rechten Schenkel tritt in diesem Stück von unten aus dem dorsalen Nierensack die Vena genitalis und mit dieser gemeinsam die rechte Vena mesenterica ein. Eine quere Verbindung zwischen den beiden Schenkeln der Vena cava, wie sie Naef abgebildet und auch beschrieben hat, ist nicht vorhanden. Sie könnte kaum zu übersehen sein, denn es müßte bei der großen Entfernung der beiden Schenkel ein ziemlich langes und nach der Zeichnung auch ein sehr starkes Stück sein.

Ich behandle im folgenden die einzelnen in die Hohlvenenschenkel einmündenden Venen und komme zuerst zu der Beschreibung der Venae anteriores (Textfig. 7, 10, *v.a.*). In diese münden auf jeder Seite drei Venenstämme ein, auf der rechten Seite nach innen zu eine besonders starke Vene, die Vena adductoris pallii medialis, dann die Vene für die rechte accessorische Nidamentaldrüse und die für den Tintenbeutel, auf der linken Seite die Vena rectalis, die Vena nidamentalis ventralis und die Vena gonoducalis anterior. Die Vena adductoris pallii medialis setzt sich aus einem Ramus anterior, der von dem vorderen Teil des Muskels Blut herbeibringt und dort mit den Venen des Enddarms kommuniziert, und aus einem Ramus posterior vom hinteren Teil zusammen. Die beiden Äste treten ungefähr auf der Höhe der Nierenspitzen zusammen. Bei der Vereinigung dieser beiden nimmt die Vene auch noch mehrere kleinere Venen auf, die von der Oberfläche des Mantels herkommen. Der Hauptstamm zieht gerade hinunter, dorthin, wo der Nierensack der Enddarmbiegung anliegt, zieht zwischen Nierensack und Darm ein wenig in die Tiefe

und dabei gleichzeitig nach rechts und mündet in den Nierensack, in die rechte Vena anterior. Die Venen, die die accessorische Nidamentaldrüse der rechten Seite durchbluten, treten von der Dorsalseite der Drüse in mehreren Ästen aus dieser aus, nehmen noch einige Äste von der ventralen Oberfläche des Nierensacks auf und ziehen nach ihrer Vereinigung etwas nach vorn, wo sie die Vena adductoris pallii medialis treffen und denselben Weg wie diese bis zu ihrer Mündung in den Nierensack ziehen. Die dritte Vene, die Vena atramenti dextra kommt von der rechts vom Enddarm liegenden Hälfte des Tintenbeutels, ganz vorn von dessen Einmündungsstelle in den End-



Textfig. 10.

darm. Sie zieht direkt neben diesem, von außen viele reich verzweigte Venen aufnehmend, nach hinten und mündet rechts von der Enddarmbiegung in den Nierensack. Die nach der Mitte zu gelegene Vene der linken Seite ist die Vena nidamentalis ventralis. Sie kommt vom hinteren Ende der beiden Nidamentaldrüsen her; für jede Drüse findet sich eine Vene, die auf ihrem Wege zwischen den beiden Drüsen nach vorn von der Oberseite der entsprechenden Drüse eine große Anzahl feinerer Venen aufnimmt. Vorn am Ende der Nidamentaldrüsen vereinigen sich die beiden Venen und ziehen weiter nach vorn zu im Bogen rechts um die Art. adductoris pallii medialis herum, dem

Nierensack aufliegend. Auf diesem Wege münden in die Vena nidamentalis ventralis auch noch die Venen der linksseitigen accessorischen Nidamentaldrüse und verschiedene Nierensackvenen von beiden Seiten. Dann biegt die Vene nach links unten und tritt zwischen Enddarm und Nierensack in diesen ein.

Die zweite Vene dieser Seite ist die Vena rectalis. Diese zieht vom After aus auf der Ventralseite des Enddarms hinunter bis an die Umbiegungsstelle des Enddarms und biegt dort nach links und hinten zu zum Nierensack hin. Sie vereinigt sich kurz vor ihrem Eintritt in den Nierensack mit einer Vene, die auf der linken Seite des Tintenbeutels und besonders zwischen Tintenbeutel und Enddarm sich reich verzweigt. Diese setzt sich aus zwei Ästen zusammen, einem, der ganz vorn am After erst ein Stück auf dem Enddarm läuft, und einem, der vom Tintenbeutelgang herkommt. Diese Vena atramenti sinistra steht durch eine Quervene mit der Vena rectalis in Verbindung. Die dritte Vene dieser Seite ist die Vena gonoducalis anterior (Textfig. 10, *v.go.I.*). Sie kommt von der Eileiterdrüse her, auf der sie sich aus zwei Ästen zusammensetzt; der eine kommt von vorn und außen, der andre von hinten. Nach der Vereinigung laufen beide in der Richtung des hinteren Astes weiter nach vorn zu gegen die Nierenpapille. Auf dieser Strecke treten noch mehrere Venen in sie ein. Eine Vene, die von der Mündung des Eileiters und dem vorderen Teil der Drüse Blut bringt, andre von der Innenseite von der Oberfläche des Nierensacks. Die Vene biegt dann unter der Nierenpapille um diese herum und verläuft nach hinten in der Mitte zu, bis sie mit den beiden andern Venen in die Vena anterior eintritt. Bei den Octopoden liegen die Verhältnisse anders, indem die bei *Rossia* in die Venae anteriores vereinigt mündenden Venen einzeln eintreten. So mündet die Vena analis asymmetrisch auf der rechten Seite in die Vena cava, ebenso kurz nach dieser die Vena musc. adductor pallii medialis. In die Vena analis münden Äste vom Tintenbeutelgang und die Vena siphonalis inferior. Williams beschreibt bei *Loligo Pealii* zwei besondere Venen für den Enddarm, die entsprechend unsern Venae anteriores in die Vena cava-Schenkel einmünden. Die beiden Venen für den Tintenbeutel münden symmetrisch in die Vena cava vor ihrer Teilung.

Vena genitalis.

Diese Vene setzt sich aus drei reich verästelten Venen zusammen, die sich ihrerseits wieder so verzweigen, daß jedes Ei an seiner Vene

gleichsam aufgehängt ist (Textfig. 7, *v.ge.*). Ein Ast kommt von der rechten Seite., einer von der linken Seite des Ovars, die dritte Vene verzweigt sich reich auf der dem Magen und dem Magenblindsack anliegenden vorderen Seite. Dort treten die drei auch zusammen und verlaufen als starke Vena genitalis in der Furche zwischen Magen und Magenblindsack nach vorn, auf der linken Seite begleitet von der Aorta genitalis. Während dieses Verlaufes treten sowohl vom Magen als auch vom Blindsack mehrere Venen in sie ein. Noch kurz bevor die Vene den Magen verläßt, mündet in sie vom Magen aus eine starke Vene, die von dessen Dorsalseite Blut herbeibringt. Ein kleines Stück vor dem Magen tritt die Vene von unten vor dem Herzen in den dorsalen Harnsack ein, nimmt hier noch eine kleine Vene auf, die von der umliegenden Nierensackwandung herkommt, und läuft ein kleines Stück an der Wand angeheftet bis zu ihrem Eintritt von unten her in die an dieser Stelle ebenfalls an die dorsale Wandung des ventralen Sacks angeheftete Vena cava dextra. Sie trägt während ihres Verlaufes im Nierensack Venenanhänge. Bei den Octopoden mündet die Vena genitalis als ein gewaltiger Schlauch in den hintersten Teil des Mesenterialsinus, die Pars coecalis mit einer Art sinuösen Erweiterung, in die zugleich noch die Vena cordis superior eintritt, die ja bei *Rossia* ihr Blut in die rechte Mesenterialvene ergießt, und die Vena siphonalis superior (auf jeder Seite), die bei *Rossia* in die Vena nidamentalis dorsalis mündet. Die Hauptmasse des Blutes der Vena genitalis kommt nicht aus dem Ovar selbst, sondern meist aus seiner muskulösen Kapsel. Bei *Loligo Pealii* mündet nach WILLIAMS die Vena genitalis in die rechte Lebervene, die wir schon oben als Reste der Vena mesenterica dextra hingestellt haben. Bei *Sepia* (NAEF) mündet die Vena genitalis in der Magengegend in die Vena mesenterica dextra.

Vena abdominalis.

Diese Vene setzt sich aus zwei Hauptästen zusammen, der Vena pinnalis, die Blut von den Flossen und der Haut, und der Vena pallialis (posterior), die Blut von der hinteren Hälfte des Mantels herbeibringt (Textfig. 7, 10, *v.abd.*). Ich beschreibe zunächst die Flossenvene. — Von dem äußeren Rand der Flosse ziehen parallel zueinander zwischen zwei Schichten der Muskulatur, ebenso wie die Nerven und die Arterien, zahlreiche stark verästelte, miteinander verbundene Venen zur Ansatzstelle der Flosse hinab, wo sie von je einer von vorn nach hinten und umgekehrt längs verlaufenden Vene aufgenommen werden, die

sich beide ungefähr im hinteren Drittel zu der starken Vena pinnalis vereinigen. In den Ramus anterior der Flossenvene mündet noch eine Vene ein, die einem Flossennerven angelehnt herüberkommt von der Abzweigungsstelle dieser Nerven, dem entlang wiederum eine Vene nach vorn und eine nach hinten zieht. Beide stehen mit der entsprechenden Flossenvene in enger Verbindung durch viele den Flossennerven entlanglaufende kommunizierende Äste. Der vordere Ast der Flossennervenvene kommt vom vorderen Ende der Flosse, wo er sich in der Muskulatur reich verzweigt, ebenso wie der nach hinten zulaufende. Ebenso nimmt diese Vene noch eine kleinere auf, die von der Muskulatur unter dem Flossenknorpel herabkommt. Die Vena pinnalis tritt nach ihrer Vereinigung von der Dorsalseite der Flosse durch den Knorpel hindurch und zieht von der Durchtrittsstelle schräg ventral nach hinten bis an die Stelle des Mantels, wo innen der Depressor infundibuli und die beiden Kiemenmuskel ansetzen. Hier tritt sie durch den Mantel hindurch, auf dessen Innenseite, dabei viele kleine Muskelästchen aufnehmend. Vor ihrem Durchtritt münden noch drei stärkere Venen in sie ein. Von der Ventralseite des Mantels kommen zwei dieser starken Äste, einer von den weiter nach vorn zu gelegenen, einer von den hinteren Partien. Ein dritter Ast kommt vom hinteren Ende der Flosse und nimmt auf diesem Wege noch etliche von hinten kommende Venen auf. Er biegt am hinteren Ende der Flosse um auf deren Außenseite und nimmt dort dorsale Hautvenen auf, die sich hauptsächlich in je einem Stamm auf jeder Seite vereinigen, die beide von vorn her nach hinten stets parallel zum Flossenansatz verlaufen. Um die Vena pinnalis nach ihrem Durchtritt weiter zu verfolgen, so zieht diese jetzt mit der Vena pallialis posterior vereinigt als Vena abdominalis hinauf auf den Eingeweidesack, biegt an der Dorsalfläche des Kiemenherzbeutels angelangt um und läuft an dessen hinterer Wand hinüber nach dem hinteren Zipfel des Nierensacks. Sie tritt in diesen ein, zieht weiter nach vorn zu und mündet nach kurzem Verlauf, währenddessen sie Venenanhänge trägt, von unten in den Hohlvenenschenkel. Ich komme zurück zu der Vena pallialis posterior, der dünneren von beiden. Sie sammelt, wie schon erwähnt wurde, das Blut von dem hinteren Teil der Ventral- und Dorsalseite jeder Hälfte und setzt sich aus fünf bis sechs Ästen zusammen. Es sind jedoch, abgesehen von zwei Ästen, hauptsächlich ventrale Venen. Sie tritt kurz vor ihrer Einmündung in die Vena pinnalis aus der Muskulatur aus und läuft über die an dieser Stelle in den Mantel eintretende Art. pinnalis hinweg zum Ansatz der Kiemenmuskel.

Kurz vor dem Eintritt der Vena abdominalis in den Nierensack mündet in sie von hinten kommend eine starke Vene ein, die Vena nidamentalis dorsalis (Textfig. 7, 10, *v.n.*). Diese kommt von der oberen Seite der Nidamentaldrüse als einzelnes starkes Gefäß, das das ganze Blut dieser reich versorgten Drüse sammelt. Nach ihrem Austritt biegt sie etwas nach außen und vorn zu und mündet außerhalb des Nierensackes in die Vena abdominalis. In die linksseitige Vena nidamentalis dorsalis mündet von der Außenseite noch eine stärkere Vene, die Vena gonoducalis posterior (Textfig. 7, 10, *v.go.II.*). Diese Vene kommt vom hinteren Ende des Eileiters, auf dem sie sich aus vielen Zweigen zusammensetzt. Sie läuft nach vorn zu unter der Art. pinnalis hindurch und über die Vena abdominalis hinweg bis auf das Hinterende der Eileiterdrüse auf deren äußere Seite, biegt dann nach innen zu um, dabei eine von außen und vorn von der Drüse kommende Vene aufnehmend, und läuft noch ein Stück weit nach vorn zu. Dann biegt sie scharf um und läuft denselben Weg zurück, indem sie sich nochmals über die Vena abdominalis hinweg legt, und zieht nach der Mitte zu, um in die Nidamentalvene einzutreten. Ebenso mündet in die Nidamentalvene jeder Seite noch eine Vena siphonalis, die aus der Gegend des rudimentären Sipho herkommt. Sie verläuft zwischen dem Ovar, wobei sie von der dieses bedeckenden Haut viele Äste aufnimmt, und der Haut des Eingeweidesackes nach vorn zu und biegt mit der Vena abdominalis um in die Vena nidamentalis hinein.

Die Vena abdominalis ist bei den Octopoden rudimentär geworden, hauptsächlich wohl wegen des fehlenden Drüsenapparates, und ist nur noch als Ast der Vena pallialis vorhanden, der ventral vom Kiemenherzen nach hinten zu zieht. Als Mantelvene ist sie ebenfalls entbehrlich, weil der hintere Teil des Mantels von Zweigen (Ramus superior und posterior) der Vena pallialis mit versorgt wird. Bei *Loligo Pealii* ist nach Williams die Vena abdominalis ebenso stark entwickelt wie bei *Rossia*. Sie setzt sich zusammen aus Venen, die von der Flosse her Blut bringen, und Venen aus dem hinteren Teil des Mantels. Naef beschreibt bei *Sepia* die Vena abdominalis ebenfalls als stark entwickelt und sich aus denselben Ästen zusammensetzend. Die spindelförmige Anschwellung, wie sie Naef und Williams beschreiben und zeichnen, habe ich bei *Rossia* nie beobachtet.

Bei den Octopoden ist eine Vena nidamentalis aus den oben erwähnten Gründen nicht vorhanden. Die Vena gonoducalis mündet bei diesen Formen von der Dorsalseite her in die Vena pallialis und

tritt nur im weiblichen Geschlecht auf beiden Seiten gleich stark auf, während sie bei den männlichen Tieren auf der rechten Seite ganz fehlt (Grimpe, S. 557). Die Vena siphonalis (superior) mündet bei den Octopoden, wie schon erwähnt, rechts und links von der Vena genitalis in den Mesenterialsinus, Pars coecalis. Bei *Loligo* schreibt Williams, daß die Venae nidamentales direkt in die Hohlvenenschenkel münden, während die Vena gonoducalis in die Vena pallialis anterior eintritt. Eine Vena siphonalis beschreibt Williams nicht. Bei *Sepia* treten nach Naef die Venae nidamentales in die Venae abdominales ein, ebenso wie die Venae siphonales. Auch sind bei *Sepia* zwei Venae gonoducales vorhanden, eine Vena anterior und eine Vena posterior, von denen die vordere in die Vena pallialis mündet, während die hintere in die Vena abdominalis eintritt.

Vena pallialis.

Als die letzte der in die Vena cava-Schenkel einmündenden Venen wäre die Vena pallialis anterior zu besprechen (Textfig. 7, 10, *v.p.*). Diese führt Blut durch zwei hauptsächliche Zweige herbei, einmal von dem dorsalen Teile des Mantels und dem Ganglion stellatum durch den Ramus stellaris, zum zweiten von dem vorderen ventralen Teile des Mantels durch den Ramus lateralis. Der Ramus stellaris versorgt das Ganglion stellatum sehr reichlich; er schlängelt sich rund um das Ganglion zwischen den Nerven durch und kommuniziert mit der schon erwähnten Vena nervi pallialis, die aus dem Speicheldrüsensinus kommt. Er bringt auch Blut aus den umliegenden Muskelpartien. Vom Ganglion aus läuft er auf der Dorsalseite des Mantels nach innen und etwas nach hinten bis an die Verwachsungsstelle der muskulösen Leberkapsel mit dem Mantel und tritt durch diese hindurch. Nach dem Durchtritt legt er sich der Anheftungsstelle der Leberkapsel an und läuft an ihr entlang nach hinten zu bis zum Ansatz des Depressor infundibuli und des Retractor capitis. Kurz nach dem Durchtritt und ebenso während des eben geschilderten Verlaufes bekommt er eine Menge Venen aus der dorsalen Mantelmuskulatur. Darauf tritt er von unten her in den Anheftungsknorpel für den Depressor infundibuli hinein, nimmt von hinten kommend eine Vene auf, biegt im Knorpel verlaufend nach außen und vorn zu um und tritt aus dem Knorpel aus. An der Austrittsstelle mündet in ihn eine Vene, die vom dorsalen Teil des Eingeweidesackes aus den Häuten der Leberkapsel herkommt, der Ramus visceralis. An dieser Stelle, an der Basis des Depressor, vereinigt er sich auch mit dem Ramus lateralis. Dieser kommt von der

Muskulatur des vorderen Teiles der Ventralseite. Die einzelnen Venen, aus denen er sich zusammensetzt, treten am vorderen Ende des Kiemenaufhängebandes zusammen, und der Ramus lateralis verläuft längs der Kiemenbasis an der Außenseite hinunter bis zum Depressorkopf. Ungefähr in der Mitte der Kieme bekommt der Ramus lateralis noch eine Vene, die Vena branchio-lienalis (*v.br.l.*), die durch das muskulöse Aufhängeband aus der Kiemenmilz herauskommt und die sich in dieser an der Basis aus zwei längs verlaufenden Ästen zusammensetzt, einem von hinten, dem andern von vorn herkommend. Diese beiden Äste sind in der Kiemenmilz reich verzweigt. Nach ihrer Vereinigung zieht die Vena pallialis anterior unter den beiden Kiemenmuskeln und der Art. branchialis hinauf zur Unterseite des Kiemenherzsackes, legt sich diesem an der Vorderseite an und tritt in den Nierensack ein, kurz vor dem Eintritt des Hohlvenenschenkels in das Kiemenherz, in diesen mündend. Nach dem Durchtritt unter dem vorderen Kiemenmuskel bekommt die Vena pallialis noch eine Vene, die aus dem hinteren Kiemenmuskel kommt, in dem sie bis zur Spitze der Kieme läuft, dem Nervus branchialis entlang, die Vena musc. branchialis.

Bei den Octopoden hat die Vena pallialis ungefähr denselben Verlauf. Der Ramus stellaris ist vorhanden — allerdings ist von einer Verbindung mit der Vena nervi pallialis nichts beschrieben —, der Ramus lateralis und visceralis ebenfalls. Diese Äste haben nur einen etwas andern Verlauf. Eine Vena musc. branchialis fehlt. Die Vena branchio-lienalis mündet hier nicht in den Ramus lateralis wie bei *Rossia*, sondern an der Außenseite der Kiemenbasis in die Vena pallialis. SCHAEFER beschreibt ebenfalls die Vena branchio-lienalis, allerdings nicht unter diesem Namen, sondern merkwürdigerweise als »Vas afferens« der Blutdrüse, weswegen sich GRIMPE schon ausführlich mit ihm auseinandergesetzt hat. Ich bin ganz GRIMPES Meinung. WILLIAMS beschreibt für *Loligo* ebenfalls zwei Äste der Vena pallialis, dem Ramus stellaris und dem Ramus lateralis bei *Rossia* entsprechend. Ebenso sind bei *Loligo* die Vena musc. branchialis und die Vena branchio-lienalis vorhanden, letztere aus dem hinteren Ende der Blutdrüse austretend. NAEF beschreibt bei *Sepia* ebenfalls die Vena pallialis mit einem Ramus stellaris und einem Ramus lateralis, zu dem sich noch ein nach hinten zu gehender Ramus superior gesellt. Er erwähnt auch einen besonderen Ramus branchialis, der im Kiemenband verläuft und »die Blutdrüse versorgt«.

Der Kiemenkreislauf.

Über die Kieme ist schon frühzeitig gearbeitet worden. THILESIUS, CUVIER, FÉRUSSAC, v. SIEBOLD und MILNE-EDWARDS haben sie untersucht. Die beiden letzten haben dabei auch die Blutdrüse in den Kreis ihrer Betrachtung gezogen. Befriedigende Angaben sind aber erst von JOUBIN und in neuerer Zeit von SCHÄFER gemacht worden. Ich will nur eine ganz kurze Beschreibung geben. Aus der Kiemenvene treten viele kleinere Gefäße nach unten zu aus, die sich in einer Vene, die dem Musc. branchialis inferior aufliegt, und in andern kleineren Venen sammeln. Von diesen aus treten kleine Venen in die Blutdrüse ein, lösen sich dort auf und sammeln sich wieder in den oben beschriebenen zwei längs verlaufenden Gefäßen, die sich zur Vena branchio-lienalis vereinigen. Die Funktion der Blutdrüse ist nicht bekannt.

Der Kreislauf in der Kieme selbst ist bedeutend komplizierter. Aus den Vasa afferentia II. Ordnung gehen solche bis zur VII. Ordnung ab. Das arteriell gewordene Blut sammelt sich in den Vasa efferentia höchster Ordnung, die schließlich in die zweiter Ordnung münden, um in der Vena branchialis dem Herzen zugeführt zu werden.

Die Vena branchialis tritt in den Eingeweidesack zwischen Nierenpapille und Kieme ein und läuft unter dem Nierensack zum Herzen hin. Darüber, ob die Benennung »Vorhof« während ihres Verlaufes im Eingeweidesack berechtigt ist oder nicht, hat sich GRIMPE schon ausführlich geäußert, und er kommt zu dem Schluß, daß das Gefäß eine echte Vene ist und daß höchstens der Ausdruck »Sinus arteriosus« Berechtigung hat. Beim Eintritt in das Herz heben sich die Venae branchiales wegen ihrer weißen Farbe gegen das Gelb der Herzmuskulatur deutlich ab. Das Herz selbst, das etwas nach rechts gerückt ist und innerhalb der Visceropericardialhöhle liegt, ist nach dem Octopodentypus gebaut und quer ausgezogen. Beim Eintritt der Venae branchiales sind Semilunarklappen vorhanden. Das Herz zeigt nach hinten zu eine leichte Krümmung, während die Vorderseite ziemlich gerade ist. Rechts ist das Herz in fast rechtem Winkel nach vorn und etwas dorsal ausgezogen, und aus diesem Teil entspringt die Aorta cephalica. Die Aorta genitalis entspringt von der Mitte der Ventralseite, etwas nach rechts gerückt, und die Aorta abdominalis entspringt ebenfalls von der Ventralseite ziemlich nach hinten zu. Histologisch ist das Herz genugsam von MARCEAU behandelt.

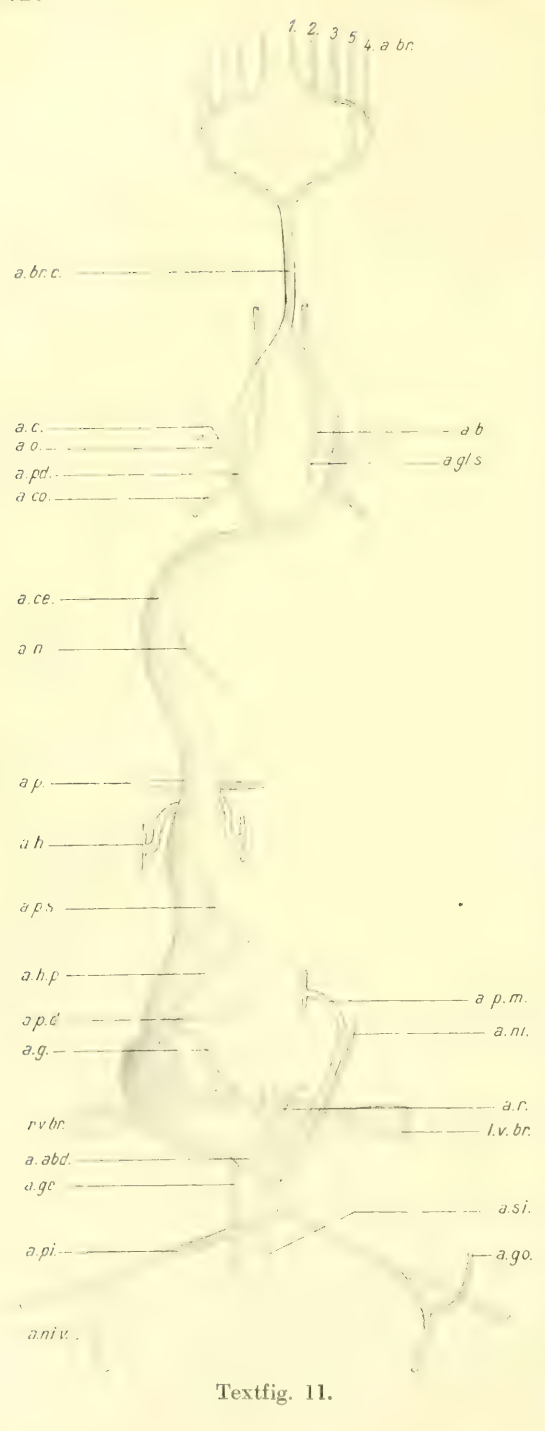
Aorta cephalica.

Die Aorta cephalica, bei weitem das größte der aus dem Herzen kommenden Gefäße, entspringt aus dem etwas nach vorn rechts und dorsal ausgezogenen Teil des Herzens; an ihrem Ursprung trägt sie Semilunarklappen (Textfig. 11, *a.ce.*). Kurz nach ihrem Ursprung legt sie sich, nach der Dorsalseite zu ziehend, von unten dem Magensack an und verläuft unter dem Oesophagus nach der Mitte des Hinterrandes der Leber zu, dort, wo die beiden nach hinten gehenden Leberlappen im Winkel zusammenstoßen. Sie gelangt so auf die Dorsalseite des Speicheldrüsensinus und verläuft, diesem seitlich aufliegend, ein wenig aus der Mittellinie nach rechts zu verschoben, nach vorn. Dort, wo der Sinus nach beiden Seiten hin sich in zwei Zipfel verbreitert, biegt auch die Aorta cephalica am hinteren Rande dieser Verbreiterung in einem starken Bogen nach rechts aus und zieht dann hinüber nach dem Oesophagus, nach der Mündung der Vena perioesophagealis in den Sinus. Hier teilt sie sich in die beiden Arteriae pedales.

Auf diesem Wege gibt die Aorta cephalica mehrere wichtige Arterien ab. Kurz nach ihrem Ursprung entläßt sie auf der Ventralseite drei Gefäße, deren Ursprung eng beieinander liegt, eine dünnere, am weitesten nach vorn zu gelegene Arterie, die Art. hepato-pancreatica, und zwei stärkere, die Art. pancreatica dextra, und die Art. gastrica. Alle drei wenden sich nach der Innenseite zu.

Die dünnste der drei Arterien, die Art. hepato-pancreatica (*a.h.p.*), zieht erst ein Stückchen in der Richtung der Aorta cephalica nach vorn und innen und teilt sich darauf in zwei Äste, die fast im rechten Winkel von ihr abzweigen. Der hintere innere Ast, der Ramus pancreaticus, geht in die Pancreaszotten des rechten Leberganges, in die am weitesten nach vorn zu gelegenen Zotten. Der andere Ast, der Ramus hepaticus, zieht auf der Ventralseite des hinteren Teiles der Leberkapsel hin und verzweigt sich dort reichlich. Zu erwähnen ist noch, daß dieser Leberkapselast rückläufig noch einen kleineren Ast an das Pancreas sendet. Die zweite Arterie, die Art. pancreatica dextra (*a.p.d.*), versorgt, wie schon aus ihrem Namen zu ersehen ist, die Pancreaszotten des rechten Leberganges.

Die dritte und stärkste der drei Arterien, die Art. gastrica (Textfig. 11, *a.g.*), entspringt am weitesten nach dem Herzen zu, sofort nach dem Austritt der Aorta cephalica. Sie biegt sofort schräg nach unten und hinten zu und tritt in den Magensack ein. Ein kleines Stück



Textfig. 11.

nach ihrem Ursprung gibt sie einen Seitenast nach außen zu ab, der nur bis in das umgebende Bindegewebe zu verfolgen war. Nach kurzem Verlauf entläßt sie noch einen Ast auf derselben Seite, der nach dem Magen hinüber zieht. An derselben Stelle, nur auf der andern Seite, zweigen sich mit kurzer gemeinsamer Wurzel zwei dünnere Arterien ab — ich habe auch einmal feststellen können, daß sie ganz eng aneinander entspringen, ohne gemeinsame Wurzel —, die sich in dem vorderen Teile des Pancreas verästeln. Diesen beiden folgt gleich darauf noch ein dünnerer Ast mit demselben Verbreitungsgebiet. Der Hauptstamm der Arteria gastrica läuft weiter bis an die Stelle, wo der Enddarm aus dem Magenblindsack austritt, und teilt sich dort in zwei starke Endäste, deren einer zwischen Magenblindsack und Magen auf den letzteren hinüberzieht — man kann ihn mit Ramus sto-

maticus bezeichnen — und sich dort in viele Verzweigungen auflöst, während der andre Endast, der Ramus stomachi coeci, zunächst gleich nach der Trennung einen starken Ast nach vorn zu auf den Enddarm abgibt, um dann zwischen der Mündung der beiden Lebergänge und dem Enddarm austretend dorsalwärts auf den Blindsack hinzuziehen. Vor der Trennung in diese beiden eben erwähnten Endäste gibt die Art. gastrica außer den bereits beschriebenen Seitenästen noch folgende ab. Auf der Seite der Lebergänge zwei Arterien, die nach vorn zu auf der Ventralseite des Enddarms verlaufen und sich in reiche Verzweigungen auflösen, die Rami rectales. (Die erste der beiden Arterien kann auch nur als stärkerer Zweig des oben erwähnten zweiten Pancreasastes auftreten.) Auf der andern Seite der Art. gastrica, nach dem Magen zu, treten drei Arterien aus. Eine sehr starke Arterie, fast so stark wie die Art. gastrica selbst, zweigt sich am Eintritt des Oesophagus ab, legt sich nach außen und dorsalwärts um den Magen herum und löst sich auf der Dorsalseite in viele Äste auf. Ich bezeichne diese Arterie als Ramus stomaticus dorsalis. Kurz vor diesem entspringt eine dünnere Arterie, die unter dem eben beschriebenen Ast nach hinten zu durchzieht und sich auf dem Magen verästelt. Diese Arterie gibt ihrerseits direkt nach unten einen dünnen Ast ab, der das Magenganglion reich versorgt. Die letzte der drei Arterien dieser Seite geht im letzten Drittel der Art. gastrica ab, macht erst einen kleinen Bogen nach vorn zu und verzweigt sich dann in der ursprünglichen Richtung auf der Ventralseite des Magens.

Ich komme jetzt zu dem einen Endast, dem Ramus stomaticus, zurück. Er zieht, wie schon gesagt, hinüber zum Magen, teilt sich nach kurzem Verlauf zwischen diesem und dem Blindsack in zahlreiche Äste. Ein Ast verläuft in der ursprünglichen Richtung weiter an der Innenseite des Magens, auf der dem Blindsack anliegenden Seite und geht an der hinteren Seite des Magens in seine letzten Verästelungen. Ein zweiter Ast läuft in ungefähr derselben Richtung ein Stückchen an der unteren Kante der Innenseite und verästelt sich dann auf der Dorsalseite. Eine dritte Arterie gibt nach dem Magen drei Äste ab, sowie einen vierten rückläufig auf den Nervus stomachi coeci.

Der zweite Endast, der Ramus stomachi coeci, läuft in der Furche zwischen Enddarm, Blindsack und der Lebergangmündung nach auswärts auf die Dorsalseite. An der Umbiegungsstelle gibt er noch einen kleinen Pancreasast ab, der ebenfalls mit auf die Dorsalseite des End-

darms geht, und kurz darauf einen Ast, der sich wieder in zwei teilt, einen nach dem Enddarm und einen nach dem Pancreas des linken Leberganges. Ein Ast nach links verläuft ebenfalls nach dem linksseitigen Pancreas, der andre, der Endast des Ramus stomachi coeci, geht unter den Lebergängen hindurch auf die dorsale Seite des Blindsacks und löst sich dort auf. Bei den Octopoden sind die Arterien für den Magen und für die Leber zu einem gemeinsamen Stamm vereinigt, der von der Dorsalseite, ziemlich auf der Höhe der Leberbasis, abzweigt: Der vorderste dieser Äste stellt die unpaare Art. hepatica dar, die sich auch nach dem Eintritt in die Leber nicht in ein Doppelgefäß zerlegt, sondern gleich auflöst. Die Art. gastrica I versorgt hauptsächlich den Kaumagen, die Art. gastrica II den Blindsack. WILLIAMS führt für *Loligo Pealii* einen Arterienstamm an, der gleich nach dem Austritt aus dem Herzen aus der Aorta cephalica entspringt und den man vielleicht mit Art. mesenterica bezeichnen könnte. Dieser teilt sich in mehrere Äste für Magen und Magenblindsack. Bei *Sepia* beschreibt NAEF eine Art. mesenterica, die unsern Gefäßen und vor allem dem bei *Loligo* entsprechen dürfte.

Weiterhin geht von dem Teile der Aorta cephalica, der in den Kanal, der zum Teil von der Leberkapsel gebildet wird, nach der Dorsalseite hinzieht, dorsal rückläufig eine ziemlich starke Arterie ab, die Art. pancreatica sinistra, die das Pancreas des linken Leberganges versorgt und sich auf diesem selbst reich verzweigt (*a.p.s.*). Einige kleinere Äste zweigen sich nach dem Oesophagus ab; ebenso tritt ein kleinerer Ast dieser Arterie dorsal an den Enddarm heran, beide Äste zunächst auf dem Lebergang verlaufend. Diese Arterie entspringt bei den Octopoden als ein Ast der Art. rectalis, die wiederum der schwächere Ast der Aorta posterior ist. Sie versorgt außer dem Pancreas noch die hinteren drüsigen Partien des Tintenbeutels. Bei *Loligo* ist die Art. pancreatica ein Ast der Art. mesenterica.

Während ihres Verlaufes auf dem Speicheldrüsensinus, ungefähr im ersten Drittel, entspringen etwas hinter den beiden Mantelarterien auf der Dorsalseite die beiden Leberarterien (Textfig. 11, *a.h.*). Sie legen sich um den Sinus herum und treten, in die Tiefe gehend, sofort in die Leber ein. Vorher geben sie noch jederseits einige Ästchen an den dorsalen Teil der Leberkapsel ab, die nach vorn zu unter den Mantelarterien hindurchlaufen. Jede Art. hepatica teilt sich sofort nach ihrem Eintritt in die Leber in zwei entgegengesetzt verlaufende Äste, von denen der eine nach hinten und seitwärts, der andre nach vorn zu geht. Diese beiden Äste teilen sich ihrerseits wieder in Äste

zweiter Ordnung und so weiter, bis sie sich in unzählige Capillaren auflösen. Die Leberarterie der Octopoden habe ich mit der Art. gastrica zusammen schon oben erwähnt. Bei *Loligo* entspringen ebenfalls aus der Aorta cephalica zwei starke Leberarterien, die hier außer der Versorgung der Leber noch folgende Äste abgeben: an den »Siphonalretractor«, das Kiemenaufhängeband und die Blutdrüse und einen Ast an einen Arterienplexus am Dorsalende des Mantels. Nach Naef zweigt sich bei *Sepia* die Leberarterie von der jederseitigen Art. stellaris (= pallialis) ab.

Direkt vor den Leberarterien entspringt auf jeder Seite eine Art. pallialis (Textfig. 11, *a.p.*), die sich kurz nach ihrem Austritt in zwei Äste teilt, von denen einer auf der Innenseite der Leberkapsel hinläuft, d. h. auf der Grenze zwischen häutigem und muskulösem Teil, und nach beiden Teilen Äste abgibt. Unten am Ursprung des Depressor infundibuli biegt dieser Ast nach vorn zu um und verläuft in dem Muskel nach vorn zu als Art. depressoris infundibuli. Der zweite Ast der Art. pallialis durchbricht gleich nach der Teilung die Leberkapsel und zieht im fast rechten Winkel zu dem andern Ast auf dem Mantel zum Ganglion stellatum, unter dem er durchzieht und in mehreren Ästen in die Muskulatur eindringt. Ein Ast geht von ihm ab mit dem Nervus pinnalis durch den Mantel hindurch nach der Flosse zu und anastomosiert mit einem Ast der Art. pinnalis. Bei den Octopoden entspringen die Art. palliales eng nebeneinander gleich nach dem Austritt der Aorta cephalica aus dem Herzen. Die eine der beiden Arterien ist bedeutend kürzer als die andre wegen der asymmetrischen Lage der Aorta. Ebendasselbe trifft auch für *Rossia* zu, nur nicht in dem Maße. Ein Ast der Art. pallialis geht in den Depressor infundibuli und an das Ganglion stellatum, andre versorgen die Mantelmuskulatur und die Haut. Bei *Loligo* beschreibt Williams eine Arterie, die dasselbe Verbreitungsgebiet im Mantel hat wie die Art. palliales. Von einem Ast in den Depressor infundibuli ist nichts erwähnt. Naef beschreibt bei *Sepia* die beiden Art. palliales unter dem Namen Art. stellares.

Dort, wo die Aorta cephalica nach rechts ausbiegt, entspringt aus ihr dorsal eine dünnere Arterie (Textfig. 11, *a.n.*), die nach links über den Sinus hinüber nach dem darüberliegenden Teil der Leberkapsel zieht, sich dort in zwei Äste teilt, von denen einer in der Muskulatur unter dem Nackenknorpel sich verästelt, während der stärkere der beiden durch die Leberkapsel hindurchtritt und am hinteren Ende des Nackenknorpels in diesen hineintritt, die Art.

nuchalis. Diese Arterie ist weder bei den Octopoden noch bei *Loligo* beschrieben.

Wie schon erwähnt, teilt sich die Aorta cephalica an der Stelle, wo der Oesophagus in den Speicheldrüsensinus eintritt, in die beiden Arteriae pedales (Textfig. 11, *a.pd.*). Diese ziehen rechts und links vom Oesophagus ein kleines Stück weiter nach vorn, dem Ganglion viscerale aufliegend, bis zum Austritt des Oesophagus aus der Vena perioesophagealis, wo jede nach innen zu eine starke Arterie abgibt, die sofort nach ihrem Ursprung in den Ductus Edwardsi hineintritt und nach vorn zu zieht, die Art. buccales. Bevor ich diese in ihrem Verlauf weiter verfolge, möchte ich noch eines Gefäßes Erwähnung tun, das jederseits kurz vor dem Abgang der Art. buccalis aus der Art. pedalis austritt, der Art. collaris (Textfig. 11, *a.co.*). Diese Arterie verläuft mit dem Nervus collaris nach hinten und außen, diesem aufliegend, und teilt sich kurz nach der Teilung des Nerven ebenfalls in zwei Äste, von denen einer mit dem Nerven weiter in der bisherigen Richtung verläuft und in den Musc. collaris hineingeht. Der andre Zweig zieht sofort steil nach unten unter dem Nervus collaris hindurch und tritt dort in den Musc. retractor capitis. Zu bemerken ist noch, daß die Arterie vor ihrer Teilung einen rückläufigen Ast abgibt, der auf dem Nervus collaris verläuft, dann auf den Nervus pallialis übertritt und sich auf diesem verzweigt. Bei den Octopoden ist diese Arterie ebenfalls vorhanden, nur ist der Zweig an den Kopfrückzieher nicht erwähnt. Bei *Loligo* beschreibt WILLIAMS eine Arterie, die an derselben Stelle entspringt wie unsre Art. collaris, an dem Kopfrückzieher, während der »Nuchal retractor« mit von der Art. pallialis versorgt wird.

Ich komme jetzt zur Art. buccalis zurück (Textfig. 11, *a.b.*). Die beiden Buccalarterien verlaufen in der Vena perioesophagealis nach vorn zu beiden Seiten des Speicheldrüsenausführganges und treten am Schlundkopf angelangt von der Dorsalseite aus auf diesen. Sie biegen dann von der bisherigen Verlaufsrichtung ab und ziehen zunächst ein Stückchen parallel zur Längsachse des Schlundkopfes auf der Oberfläche nach vorn, um dann wieder in der ursprünglichen Richtung weiter zu laufen. An dieser zweiten Biegung geht ein kleinerer Ast nach der Dorsalseite des Schlundkopfes ab. Die Hauptarterie teilt sich nach kurzem Verlauf in zwei Äste, die sich beide wiederum zweiteilen. Der eine Zweig des dorsalen Astes, der Ramus mandibularis, geht oberflächlich nach vorn, der andre in die Tiefe der Unterkiefermuskulatur. Ebenso verhalten sich die beiden Äste

des Ramus maxillaris. Bei den Octopoden sind die Art. buccales Zweige der Arteriae salivales, während WILLIAMS für *Loligo* genau dasselbe Verhalten angibt, wie es für *Rossia* besteht.

Von der linken Art. buccalis zweigt sich ein kleines Stück nach deren Ursprung eine nach hinten zu ziehende Arterie ab, die Art. glandularum salivarium (Textfig. 11, *a.g.s.*). Diese legt sich dem Speicheldrüsenausführungsgang auf dessen linker Seite eng an und zieht mit ihm nach hinten, wo sie sich nach ihrem Eintritt in die unpaare Drüse in zwei Äste für die beiden Lappen teilt. Bei den Octopoden sind paarige Art. glandularum salivarium vorhanden, die von den Art. salivales sich abzweigen, wobei zu bemerken ist, daß die Art. glandularum salivarium aus der Vena perioesophagealis heraustreten, nach hinten zu ziehen, um dann erst wieder von der Dorsalseite in den Sinus einzutreten. Bei *Loligo* geht nach WILLIAMS die unpaare Art. glandularum salivarium ebenfalls von der linken Art. buccalis ab. Die Circulation in den Speicheldrüsen der Octopoden beschreibt JOUBIN wie folgt. Das arterielle Blut löst sich in Capillaren auf, worauf sich das venös gewordene in Gewebslücken wieder sammelt und durch die »poröse Membran« in den Sinus tritt; GRIMPE bestätigt dies.

Nach der Abgabe der Art. buccales gehen die beiden Pedalarterien noch ein Stückchen weiter bis an die Comm. lateralis, dort, wo die beiden Nervi ophthalmici superiores anteriores aus dem Pedalganglion austreten, und geben dort jederseits zwei Arterien ab, die Art. ophthalmica und die Art. centralis (Textfig. 11). Letztere geht hinüber nach dem Opticusstiel und verläuft in diesem nach dem Auge zu.

Die Art. ophthalmica (*a.o.*) läuft zwischen den beiden Ästen des Nervus ophthalmicus superior anterior über das Ganglion und den weißen Körper hinüber zum Auge und teilt sich dort angelangt in zwei starke Äste, die sich im rechten Winkel vom Hauptstamm abzweigen. Der eine Ast, der Ramus posterior, verläuft nach hinten und außen zu in der Rinne zwischen Bulbus und weißem Körper bis zur Umschlagstelle der Argentea externa in die Argentea interna. Dann biegt sie in fast rechtem Winkel nach der Iris zu, um sich kurz vor dieser in die Argentea einzusenken. Von dieser Umbiegungsstelle aus gehen noch einige kleine Muskelästchen in der vorherigen Richtung ab. Nach dem Eindringen unter die beiden Argenteae legt sich die Arterie als Ringgefäß um den Ciliarmuskel herum; von dieser Art. ciliaris lassen sich viele rechtwinklig abzweigende Ästchen nach innen zu und nach außen zu (in die Argenteae) verfolgen. Der zweite Ast der Art. ophthalmica, der Ramus anterior, läuft ebenfalls ein

Stückchen weit in der Rinne zwischen dem weißen Körper und dem Augapfel, tritt dann in den weißen Körper ein, durchsetzt diesen schräg nach unten und gelangt so an die vom Ganglion opticum ausstrahlenden Nerven. Durch einen Kanal zwischen zwei Bündeln dieser Nerven tritt die Arterie auf die Augenunterseite. Kurz vor dem Durchtritt durch den Kanal gibt sie einen Ast ab, der sich reichlich im dorsalen Teile des Corpus luteum verzweigt. Dieser Ast gibt seinerseits noch eine kleine Arterie an den Bulbus ab, die unter der Art. ophthalmica und durch die Argenteae hindurchtritt. Nach dem Durchtritt auf die Ventralseite geht von dem Ramus anterior ein Gefäß nach hinten und außen zu, das längs der Eintrittsstelle der Opticusnerven entlang zieht und die einzelnen Nerven mit kleineren Arterien versorgt. Kurz vor dem Abgang dieser Opticusnervenarterie geht ein stärkerer Ast durch die Arg. interna unter dem Ramus anterior auf die Innenseite des Bulbus, und von derselben Stelle entspringt auch eine kleine Arterie für die ventrale Hälfte des weißen Körpers. Der Ramus anterior zieht in gleicher Richtung weiter und biegt dann ein wenig nach außen zu um, nach dem Ende des Trochlearknorpels. Bei der Biegungsstelle gibt sie eine Arterie nach innen zu ab, die einen der vorderen Augenmuskel versorgt, ebenso wie auf der andern Seite mehrere Äste in zwei andre dieser Muskeln. Am Trochlearknorpel sendet er Äste in den stärksten der vorderen Augenmuskeln. Unter diesem Muskel hindurch zieht die Arterie wieder nach vorn und der Dorsalseite und geht in die Ciliarringarterie des Ramus posterior über. Kurz nach dem Eintritt in diesen Ring gibt sie noch parallel zu diesem einen Ast ab, der mit ihm durch viele kleine Arterien verbunden ist. Dasselbe Verhalten zeigt die Ringarterie selbst auf der Eintrittsseite des Ramus posterior.

An der Teilungsstelle der Art. ophthalmica in die beiden Hauptäste geht von ihr auch noch eine kleinere Arterie ab, die mit den Ästen des Nerven verläuft und die Muskel- und Hautschicht versorgt. Ebenso entspringt kurz nach dem Austritt der Art. ophthalmica aus den Pedalarterien eine Arteria postorbitalis, die mit dem Nervus postorbitalis in die Höhe zieht und die Nackenmuskulatur (Musc. nuchalis) versorgt. Bei den Octopoden ist die Art. centralis, oder wie sie Grimpe wegen seiner Befunde auf Schnitten durch den Opticusstiel nennt, Art. ganglii optici, deutlich vorhanden und ebenfalls von der Art. ophthalmica abgezweigt. Die Verzweigungen der Art. ophthalmica selbst liegen ganz ähnlich, wie es Schöbl bei *Sepia* beschrieben hat. Ein Ast, die Art. ophthalmica inferior, versorgt hauptsächlich

den weißen Körper. Wegen der Angaben FAUSSEKS verweise ich auf GRIMPE. Eine Art. postorbitalis scheint nicht vorhanden zu sein. WILLIAMS beschreibt für *Loligo* ebenfalls eine an gleicher Stelle entspringende Art. ophthalmica, die »forms an arterial ring around the pupil under the iris supplying the eye and the white-bodies«. Eine Art. centralis findet sich ebenso wenig beschrieben, wie eine Art. postorbitalis.

Nach dem Austritt der Art. ophthalmica und der Art. centralis steigt die Pedalarterie in dem Spalt zwischen dem Visceral- und dem Pedalganglion gerade hinunter, gibt auf diesem Wege noch einen Ast ab in das Visceralganglion, der nach unten zu sich ganz um das Ganglion herumlegt und an die Nervi viscerales, wohl auch an die Statocyste (GRIMPE), herantritt. Dann geht die Arterie immer weiter nach unten und vorn zu, dem Pedalganglion eng anliegend. An der Umbiegungsstelle der jederseitigen Art. pedalis nach vorn, dort, wo der Nervus infundibuli anterior aus dem Ganglion heraustritt, entspringt die Art. infundibuli. Diese zieht mit dem Nerven, diesem eng anliegend, durch die Knorpelkapsel bis auf den Trichter, wo sie sich in zwei Äste teilt. Einer, der Ramus anterior, verläuft an der Seite des Trichters direkt nach vorn zu, der andre, der Ramus posterior, schräg nach hinten. Der letztere teilt sich nochmals, indem er einen Ast nach der Ventralseite des Trichters, den andern an der Seite nach hinten zu sendet. Bei den Octopoden entspringt die Trichterarterie weiter vorn, unter dem Brachialganglion. Das Gebiet, das diese Arterie versorgt, ist ungefähr dasselbe. Außerdem wäre noch eine weiter hinten entspringende Art. infundibuli superior zu nennen, die hauptsächlich an die innerhalb der Mantelhöhle liegende obere und hintere Partie des Trichters herangeht. Bei *Loligo* geben die beiden Art. pedales vor ihrer Vereinigung zur Art. brachialis communis ebenfalls je eine Art. infundibuli ab, die mit den Trichternerven nach dem Trichter zu zieht.

Gleich nach dem Abgang der Trichterarterien vereinigen sich die beiden Pedalarterien zu einem gemeinsamen Stamm, der Art. brachialis communis (Textfig. 11, *a.br.c.*). Diese Arterie läuft unter dem Ganglion brachiale weiter nach vorn und teilt sich beim Austritt der Nervi antorbitales inferiores wiederum in zwei Arterien, die Art. brachialis dextra und sinistra. Jede dieser beiden läuft zwischen dem Nerven des vierten Armes und dem Tentakelnerv hindurch und legt sich auf die vierten Armnerven auf. Kurz danach gibt sie die Tentakelarterie ab, die unter dem Nerv durch auf die Außenseite zieht. Dann biegt der Hauptstamm ein kleines Stückchen vor den Armnerv-

commissuren nach der Ventralseite und etwas nach vorn zu ab und zieht unter dem zweiten und dritten Armnerven hindurch, an jeden auf seine Außenseite eine Arterie abgebend nach dem ersten Arm, auf dessen Nerv sie nach vorn zieht. Die Arterie für den vierten Arm zweigt sich an der Biegung ab. Jede dieser Armarterien gibt reichliche Äste an die Muskulatur und an die Saugnäpfe ab. Ehe die Art. brachialis unter dem Tentakelnerv hindurchzieht, gibt sie noch mehrere Muskeläste ab, die unter den Nervi antorbitales inferiores liegen und in die Muskulatur der Augenkapsel gehen. Außerdem entspringt aus der Art. brachialis kurz nach diesen Ästen eine starke Arterie, die über den Armnerven in gerader Linie schräg nach der Dorsalseite zu zieht und sich in der dorsalen Pfeilermuskulatur sowie in der Muskulatur zwischen den einzelnen Armnerven verzweigt, die Art. interbrachialis. Die Verhältnisse liegen bei den Octopoden ziemlich genau so, nur daß hier nur eine Art Kommunikation zwischen den beiden Pedalarterien vorhanden ist, keine langgezogene Art. brachialis communis. Bei *Loligo* ist diese vorhanden, ebenso ähnelt die Verteilung der Armarterien sehr der bei *Rossia.*

Aorta genitalis.

Die Aorta genitalis, der zweite das Herz verlassende Hauptstamm, entspringt auf der Ventralseite des Herzens, ein wenig nach rechts oben von der Aorta abdominalis (Textfig. 11, *a.ge.*). Sie zieht etwas nach vorn und der Mitte des Herzens zu um dieses, sich ihm eng anlegend, herum und biegt dann nach hinten, wo sie die Vena genitalis erreicht, und mit dieser zusammen auf dem Magensack in der Furche zwischen Magen und Blindsack verlaufend zu der vordersten Spitze des Ovars zieht, und sich dort in zwei Äste teilt. Der stärkere von diesen beiden Ästen geht zwischen Ovar und Magen in die Tiefe, dorthin, wo das eigentliche Keimlager ist, und verzweigt sich reichlich, in dem er zu jedem Ei je einen der zugehörigen Vene entsprechenden Ast abgibt. Die Arterie entläßt ihrerseits noch eine kleinere Arterie, die auf der dem Magenblindsack anliegenden Kante des Ovars nach links hinzieht und sich dort aufteilt. Der zweite Ast der Aorta genitalis geht auf die Ventralseite des Ovars, dorthin, wo die am weitest entwickelten Eier liegen. Von der Aorta genitalis geht oben an der Biegungsstelle am Herzen noch eine ziemlich dünne Arterie nach vorn zu ab, die nur bis in das umgebende Bindegewebe zu verfolgen ist. Bei den Octopoden entspringt diese Arterie vom unteren Rande der Dorsalseite. Im übrigen ist der Verlauf ganz ähnlich. Bei *Loligo* geht sie auf der

Ventralseite ab und verläuft ebenfalls zwischen dem Magen und dem Blindsack nach hinten. Nach NAEF entspringt die Aorta genitalis »vorn unten« und zieht die Vena genitalis begleitend nach hinten.

Aorta abdominalis.

Der zweitstärkste aus dem Herzen kommende Arterienstamm ist die Aorta abdominalis oder posterior, die etwas über der hinteren Kante des Herzens, ungefähr in der Mitte zwischen den beiden »Vorhöfen« abgeht und schräg nach links hinten läuft (Textfig. 11, *a.abd.*). Sie ist noch ein ganzes Stück, bis zum Abgang der Art. pallii medialis, mit in den Herzbeutel eingeschlossen. Kurz nach ihrem Ursprung gibt sie nach vorn zu eine Arterie ab, die Art. atramenti-rectalis, und weiterhin ebenfalls nach vorn und oben drei Arterien, in der Mitte die Art. pallii medialis und rechts und links von dieser die dünneren Art. nidamentales. Nach der Abzweigung dieser Arterien macht der Aortenstamm einen kleinen Knick nach hinten zu und teilt sich in die beiden Art. pinnales.

Ich bespreche zunächst die Art. atramenti-rectalis (Textfig. 11, *a.r.*). Diese gibt nach kurzem Verlauf auf der rechten Seite eine kleinere Arterie ab, die sich in engen Windungen auf den Tintenbeutel legt, auf diesem aber nur ein kleines Stückchen weiter zieht, um sich dann in der darüberliegenden Haut des Eingeweidesackes zu verzweigen. Nachdem die Hauptarterie an den Enddarm herangetreten ist, teilt sie sich in zwei Endäste. Von diesen zieht der rechtsseitige unter dem Nierensack gerade in die Höhe an den Tintenbeutel und verläuft in der Furche zwischen diesem und dem Enddarm nach vorn. Dabei gibt dieser Ast mehrere kleine Äste nach links an die Ventralseite des Enddarms, ebenso wie an das umgebende Bindegewebe. Er geht dann weiter nach dem After zu, gibt viele Äste an den Tintenbeutel und teilt sich an der Einmündungsstelle des Tintenganges in mehrere Endäste, die teils nach dem After zu gehen, während einer von ihnen scharf umbiegt in den vorderen Kopf des Musc. pallii medialis. Man könnte diesen Ast wohl am besten mit Ramus analis bezeichnen. Die nach links abgehende Arterie legt sich über den Darm hinüber und teilt sich in mehrere Äste, von denen der Hauptast gleich nach Überschreitung des Darms nach vorn umbiegt und sich dem Enddarm an seiner linken Seite anlegt. Ein Ast weicht nach rechts von der eingeschlagenen Richtung ab und versorgt den Enddarm. Der andre aber läuft in der Furche weiter, und ein Endast zieht auf dem Enddarm nach vorn, während ein andrer, der Ramus atramenti,

sich auf der linken Hälfte des Tintenbeutels in zahlreiche Verzweigungen auflöst. Außer diesen Arterien zweigen sich von der linksseitigen noch mehrere kleine Äste ab, die sich in der Haut des Eingeweidesacks und auf der Ventralseite des Nierensacks verzweigen; ein Ast legt sich an den Nervus visceralis an und läßt sich mit diesem noch ein Stück weit verfolgen. Bei den Octopoden ist eine getrennte Art. analis, die gleichzeitig den Tintenbeutelgang als Art. ductus atramenti versorgt, und eine Art. rectalis vorhanden. Die Analarterie ist ein Ast des stärkeren Zweiges der Aorta posterior, die Art. rectalis der zweite schwächere Zweig dieser Aorta. Der Tintenbeutel selbst wird von einem Zweige der Art. pancreatica versorgt, die ihrerseits ein Ast der Art. rectalis ist. Bei *Loligo* entspringt nach WILLIAMS die Art. atramenti als unpaares Gefäß von der Aorta abdominalis. An derselben Stelle nimmt ein Gefäß seinen Ursprung, das an das Rectum herangeht. NAEF führt ohne nähere Angaben eine Art. analis profunda und eine Art. analis superficialis an, beide mit Tintenbeutelästen. (Man vgl. hierzu GRIMPE.)

Die Art. adductoris pallii medialis läuft in einer Furche des unpaaren Nierensacks direkt nach oben, tritt durch ein Loch in dem muskulösen Belag des Nierensacks hindurch, am vorderen Ende der Nidamentaldrüsen (Textfig. 11, *a.p.m.*). Sie tritt an ungefähr derselben Stelle in den Adductor pallii medialis ein, wie die entsprechende Vene und teilt sich sofort in einen nach hinten führenden Ast und in einen nach vorn zu. Rechts und links neben dieser Arterie treten die beiden Art. nidamentales aus (Textfig. 11, *a.ni.*). Sie verlaufen ebenso wie diese in der Nierensackfurche nach oben und teilen sich in zwei Äste, einen nach vorn und einen nach hinten. Der hintere Ast, die eigentliche Art. nidamentalis, zieht zwischen den beiden Nidamentaldrüsen nach hinten und gibt auf die Drüse seiner Seite mehrere Arterien ab, der andre Ast zieht nach vorn zu als Art. nidamentalis accessoria und teilt sich in mehrere Äste, die von unten her in die accessorischen Drüsen eintreten. Ebenso gibt sie kleinere Nierensackästchen und Ästchen für die Nierenpapille ab. Ein andres Verhalten ist das, daß die linksseitige Arterie die eigentliche Art. nidamentalis darstellt und beide Drüsen versorgt, während die rechtsseitige Arterie zu den beiden accessorischen Drüsen zieht. In einem dritten Fall war nur die rechtsseitige Arterie zu konstatieren, die dann natürlich alle vier Drüsen versorgte und entsprechend stärker ausgebildet war. Welches Verhalten das normale ist, kann ich nicht feststellen, da ich jeden Fall nur einmal beobachtet habe. Bei den

Octopoden zieht die Art. pallii medialis als der stärkere Ast der Aorta posterior am Enddarm entlang nach vorn, krümmt sich nach links hinüber, wobei sich von ihr eine Art. musc. medialis pallii anterior abzweigt, und teilt sich zuletzt in zwei Äste, die als dextra und sinistra bezeichnet sind. Nidamentalarterien sind wegen des Fehlens der Drüsen nicht vorhanden. Bei *Loligo* entspringt die Art. pallii medialis ebenfalls wie bei *Rossia* von der Aorta abdominalis und teilt sich in einen hinteren und einen vorderen Ast, während die Nidamentaldrüsen mit durch die oben erwähnte Art. rectalis versorgt werden.

Die beiden Art. pinnales verlaufen in einer Falte zwischen dem Nierensack und dem Ovar schräg nach außen (Textfig. 11, *a.pi.*). Die linke Art. pinnalis gibt nach kurzem Verlauf ungefähr in der Mitte zwischen ihrem Austritt und dem Kiemenherz ventral ein größeres Gefäß ab, das sich seinerseits bald wieder in drei Äste teilt. Der vorderste dieser Äste legt sich über die Art. pinnalis und ebenso über die Vena abdominalis sinistra hinweg, steigt schräg nach vorn zu hinunter zwischen Kiemenherz und Eileiterdrüse, macht eine rückläufige Schleife, geht durch die Biegung der Vena gonoducalis posterior nach unten und vorn zu auf die Eileiterdrüse. Diese Art. gonoducalis teilt sich an der Eileiterdrüse angelangt in drei Arterien (Textfig. 11, *a.go.*). Nach vorn zu sendet sie zwei Äste, die beide fast parallel zueinander auf der Eileiterdrüse verlaufen, der innere mehr oberflächlich. Nach hinten zu geht der dritte Ast, immer neben dem Eileiter, unter der Art. pinnalis hindurch. Diese Arterie teilt sich in fünf Äste; zwei davon gehen nach außen zu rückläufig an die Eileiterdrüse, die andern drei verlaufen in der ursprünglichen Richtung auf dem Oviduct nach hinten. Bei den Octopoden ist eine Art. gonoducalis als Ast der Art. aquaeductus Krohni beschrieben, die ihrerseits ein kleinerer Ast der Aorta posterior ist. Nach Williams geht bei *Loligo* eine unpaare Art. gonoducalis an der linken Seite von der Aorta abdominalis vor der Teilung in die beiden Art. pinnales ab. Bei *Sepia* hat Naef diese Arterie als nach vorn zu gehenden Ast der linken Art. pinnalis beschrieben.

Ich wende mich wieder zu den beiden mit der eben erwähnten Arterie zusammen austretenden Ästen. Der zweite ist nur ein kleiner Hautast für die Haut des Eingeweidesacks, während der dritte, der anfangs in fast gleicher Richtung mit der Art. pinnalis läuft, sich wieder in zwei fast gleich starke Zweige teilt. Beide laufen an der Innenseite des Eingeweidesacks nach der Ventralseite; der dünnere von beiden verzweigt sich dort, während der Hauptast an den äußeren Rand

der Nidamentaldrüse herangeht und ungefähr im hinteren Drittel in sie hineingeht. Man könnte diesen Ast als Ramus nidamentalis bezeichnen.

Die Art. pinnalis der andern Seite verhält sich genau so, nur daß von ihr keine Art. gonoducalis abgeht. Sie gibt kurz nach der Teilungsstelle der Aorta abdominalis in die beiden Art. pinnales eine geradewegs nach hinten zu ziehende, sehr dünne Arterie ab bis an das hintere Ende des Eingeweidesacks, an die Stelle des rudimentären Sipho, wo sie sich verliert, die Art. siphonalis (Textfig. 11, *a.si.*). Bei den Octopoden fehlt natürlich der Ramus nidamentalis. Eine Art. siphonalis inferior, die der bei *Rossia* entsprechen dürfte, zweigt sich von der Art. pallii medialis ab, während eine Art. siphonalis superior von der linken Mantelarterie aus nach hinten zieht. Bei WILLIAMS sind diese Arterien nicht beschrieben, bei NAEF nur die Art. siphonalis, die an der Teilungsstelle der Abdominalarterien in die beiden Art. pinnales abgeht.

Jede der beiden Art. pinnales zieht in ihrem weiteren Verlaufe — die linke überschneidet dabei den Eileiter —, hinter dem Kiemenherzen steil hinunter, tritt zusammen mit der Vena abdominalis durch ein Loch in den Eingeweidesack und zieht hinüber zum Mantel. Sie tritt zusammen mit der Vene in den Mantel ein direkt hinter der Ansatzstelle des Depressor infundibuli und der beiden Kiemenmuskeln, gibt mehrere Rami palliales ab in die Mantelmuskulatur und tritt dann durch den Mantel auf dessen Außenseite. Sie zieht darauf schräg hinüber zur Ansatzstelle der Flosse, dringt ungefähr im ersten Drittel durch den Flossenknorpel hindurch und teilt sich in zwei Äste, die entlang der Ansatzstelle nach vorn und hinten zu ziehen, der Ramus anterior und posterior. Beide geben rechtwinklig viele reich verästelte Arterien ab, die bis hinauf an den Flossenrand ziehen. Der hintere Ast teilt sich am Ende der Flossenansatzstelle noch in mehrere Hautäste. Eine Art. pinnalis ist bei den Octopoden nicht vorhanden. Bei *Loligo* hat sie ungefähr denselben Verlauf und dasselbe Verbreitungsgebiet wie bei *Rossia*. NAEF führt für *Sepia* nur die Teilung der Art. abdominales in die beiden Art. pinnales an.

Zusammenfassung des Blutgefäßsystems.

In den Sinus infrabuccalis (S. 700) münden die beiden inneren Armringvenen (S. 696), die ihrerseits die Saugnapfvenen (S. 696) und die inneren Armvenen (S. 695) aufnehmen.

In den Sinus buccalis internus (S. 700) mündet der Sinus buccalis externus (S. 699) und die Venen des äußeren Armvenenringes (S. 695), die von der Oberfläche der Arme die in dem Primitivstamm verbundenen Venae superficiales (S. 691) aufnehmen. Ebenso mündet dort der Sinus ophthalmicus (S. 702). Der Sinus buccalis internus geht über in den Ductus Edwardsi (S. 701), und dieser mündet seinerseits in den Sinus mesentericus (S. 703). In diesen münden einige Venen von der Wandung der Leberkapsel (S. 704) und die Vena nervi pallialis (S. 703). Von ihm aus geht das Blut in die linke Vena mesenterica (S. 705) und durch diese ebenso in die Vena mesenterica dextra (S. 704). Diese beiden Venen münden in den linken bzw. den rechten Schenkel der Vena cava.

Vom Übergang des Sinus buccalis internus in den Ductus Edwardsi führen die zwei Ductus reunientes (S. 706) das Blut in die Vena cava (S. 706 ff.). In diese münden ein vor ihrer Teilung:

1. die Venae infundibuli anteriores (S. 707),
2. die Vena infundibuli dorsalis (S. 707),
3. die Venae infundibuli posteriores (S. 708),
4. die Vena musc. depressoris infundibuli (S. 708),
5. die Vena hepatica (S. 709).

Die Vena cava teilt sich vor ihrem Eintritt in den Nierensack in zwei Schenkel (S. 709), in die auf jeder Seite einmünden:

1. die Vena anterior (S. 710),

in der sich vereinigen rechts (S. 710): die Vena pallii medialis, Vena nidamentalis accessoria dextra, Vena atramenti dextra, links (S. 711): Vena rectalis, Vena nidamentalis, Vena gonoducalis; ferner:

2. die Vena pallialis (S. 716),
3. die Vena abdominalis (S. 713),
4. die Vena genitalis (S. 712).

Aus dem Kiemenherzen wird das venöse Blut durch die Art. branchialis in die Kieme getrieben, in der es arterialisiert wird und durch die Vena branchialis jeder Seite in das Herz gelangt. Vom Herzen aus gehen drei größere Gefäße:

I. Aorta cephalica (S. 719), die ihrerseits folgende Arterien abgibt:

1. Art. gastrica (S. 720/22),
2. Art. pancreatica dextra (S. 719),
3. Art. hepato-pancreatica (S. 719),
4. Art. pancreatica sinistra (S. 722),
5. Art. hepaticae (S. 722),

6. Art. palliales (S. 723),
7. Art. nuchalis (S. 723).

Am Gehirn teilt sie sich in die beiden:

8. Art. pedales (S. 724),

aus denen entspringen:

9. Art. collares (S. 724),
10. Art. buccales (S. 724),
11. Art. centrales (S. 725),
12. Art. ophthalmicae (S. 725) mit Art. postorbitales (S. 725) und 13. Art. infundibuli (S. 727). Sie vereinigt sich dann zu der Art. brachialis communis (S. 727), die sich wiederum in die Art. brachiales für die verschiedenen Arme und die Art. tentaculares (S. 728) teilt.

II. Aorta genitalis (S. 728).

III. Aorta abdominalis (S. 729),

aus dieser entspringen:

1. Art. atramenti rectalis (S. 729),
2. Art. pallii medii (S. 730),
3. Art. nidamentales (S. 730).

Sie teilt sich dann in die zwei Art. pinnales, die ihrerseits abgeben:

Art. siphonalis (S. 732), unpaar,
Art. nidamentalis ventralis (S. 732), nur rechts,
Art. gonoducalis (S. 731), nur links,
Rami palliales (S. 732).

Zusammenfassung.

Über die Stellung der *Rossia* hat schon Brock 1882 gearbeitet und auf Grund seiner Untersuchungen, die sich hauptsächlich auf die Muskulatur erstrecken, die Behauptung aufgestellt, daß *Rossia* als Bindeglied zwischen dem geraden Decapodenstamm *Ommatostrephes-Sepia* einerseits und *Sepiola* anderseits vor *Loligo* sich abgezweigt habe; letztere Annahme stützte sich auf das Vorhandensein von verschmolzenen hinteren Speicheldrüsen wie bei den Oegopsiden, während *Loligo* schon getrennte besitzt, ebenso wie *Sepia*. In allen andern Punkten ist die Übereinstimmung mit *Loligo* ziemlich groß.

Die Annahme, daß *Rossia* gerade das Bindeglied zwischen dem geraden Decapodenstamm und *Sepiola* darstelle, stützt sich allein auf die Befunde bei der Muskulatur und den Schließapparaten. Es zeigt sich hierbei, daß *Rossia* spezielle Octopodenzüge in den Decapoden-

bauplan eingefügt besitzt, z. B. den Adductor pallii medialis und den Adductor pallii lateralis, ebenso die muskulöse Leberkapsel.

Sepiola zeigt noch mehr Octopodenähnlichkeit; dies beweist das Fehlen des Kopfnackengelenkes, das bei *Rossia* durch die Emanzipation des Retractor capitis lateralis von dem Nackenknorpel schon angebahnt ist; eine ausführliche Zusammenstellung findet sich bei Brock (S. 552) in der Arbeit über Anatomie und Systematik.

Bei meinen Untersuchungen hat sich ergeben, daß, wenigstens was die Nerven angeht, in vielem *Rossia* zwischen den Oegopsiden und *Loligo* steht, letzterer Form bedeutend näher als *Sepia*. Wenn Vergleichsmaterial auch für das Blutgefäßsystem für *Sepia* und die Oegopsiden vorläge, würde sich die Frage der Stellung der *Rossia* ohne Mühe genau entscheiden lassen.

So kann man es nur als sehr wahrscheinlich hinstellen, zumal wenn man das Blutgefäßsystem von *Loligo Pealii* (Williams) in Betracht zieht, daß die Ansicht von Brock gerechtfertigt ist.

Leipzig, im Juni 1914.

Literatur.

1. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.
   Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. Leipzig 1882.
2. Chun, Die Cephalopoden. I. Teil. Oegopsiden. Wissensch. Ergebnisse d. Deutschen Tiefseeexpedition 1898/99. Bd. XVIII. 1. Teil. Text und Tafeln. Jena 1911.
3. Grimpe, Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalopoden. Teil I. Octopoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. Leipzig 1913.
4. Hillig, Das Nervensystem von Sepia off. L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CI. Leipzig 1912.
5. Naef, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXXVI. Leipzig 1910.
6. Richter, Das Nervensystem der Oegopsiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI. Leipzig 1913.
7. Schaefer, Über die Atmungsorgane der dibranchiaten Cephalopoden. Inaug.-Diss. Leipzig 1904.
8. Williams, The Anatomy of Loligo Pealii Lesueur. Harvard-Medical-School Boston Mass. Leiden-Holland 1909.

Bezüglich der anderen Arbeiten verweise ich auf die Literaturverzeichnisse bei Hillig, Grimpe und Richter.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Abkürzungen:

A.A.R., äußerer Armvenenring;
a.abd., Art. abdominalis;
a.b., Art. buccalis;
a.br., Art. branchialis;
a.br.c., Art. brachialis communis;
a.br.1,2,3,4, Art. brachialis;
a.br.5, Art. tentacularis;
a.c., Art. centralis;
a.ce., Art. cephalica;
a.co., Art. collaris;
a.g., Art. gastrica;
a.ge., Aorta genitalis;
a.gl.s., Art. glandularum salivarium;
a.go., Art. gonoducalis;
a.h., Art. hepatica;
a.h.p., Art. hepato-pancreatica;
a.n., Art. nuchalis;
a.ni., Art. nidamentalis;
a.ni.v., Art. nidamentalis ventralis;
a.o., Art. ophthalmica;
a.p., Art. pallialis;
a.pd., Art. pedalis;
a.p.d., Art. pancreatica dextra;
a.pi., Art. pinnalis;
a.p.m., Art. adduct. pallii medialis;
a.p.s., Art. pancreatica sinistra;
a.r., Art. rectalis;
a.si., Art. siphonalis;
c., Commissura;
c.br., Comm. interbrachialis;
c.br.b., Comm. brachio-buccalis;
c.b.s.i., Comm. buccalis superior inferior;
c.c.b., Comm. cerebro-buccalis;
c.c.br., Comm. cerebro-brachialis;
c.v.v., Comm. visceralis ventralis;
c.v.d.a., Comm. visceralis dorsalis anterior;
c.v.d.p., Comm. visceralis dorsalis posterior;
D.E., Ductus Edwardsi;
D.r., Ductus reuniens;
f.a.o., Foramen art. ophthalmicae;
G.b.i., Ganglion buccale inferius;
G.b.s., Ganglion buccale superius;
G.br., Ganglion brachiale;
G.brn., Ganglion branchiale;
G.c., Ganglion cerebrale;
G.g., Ganglion gastricum;
G.o., Ganglion opticum;
G.p., Ganglion pedale;
G.st., Ganglion stellatum;
G.v., Ganglion viscerale;
Kh., Kiemenherz;
I.A.R., innerer Armvenenring;
l.lg., linker Lebergang;
l.b.a., Lobus basalis anterior;
l.b.p., Lobus basalis posterior;
l.fr.a., Lobus frontalis anterior;
l.fr.m., Lobus frontalis medius;
l.fr.p., Lobus frontalis posterior;
l.v., Lobus verticalis;
N., Nierensack;
N.d.N., Nerven des Nierensacks;
n.a.br., Nerv. art. branchialis;
n.an., Nerv. analis;
n.ant.i., Nervi antorbitales inferiores;
n.ant.s., Nervi antorbitales superiores;
n.atr., Nerv. atramenti;
n.brn., Nerv. branchialis;
n.br.1,2,3,4, Nervi brachiales;
n.br.i., Nerv. branchialis inferior;
n.br.s., Nerv. musc. branchialis superioris;
n.c., Nerv. cordis;
n.c.br., Nerv. cordis branchialis (Ramus anterior, Ramus posterior);
n.c.st., Nerv. cristae staticae;
n.coll., Nerv. collaris;
n.coll.a., Nerv. collaris accessorius;
n.d.h., Nerv. ductus hepatici;
n.d.i., Nerv. musc. depressoris infundibuli;
n.go., Nerv. gonoducalis;
n.h., Nerv. hepaticus;
n.i.a., Nerv. infundibuli anterior;

n.i.p., Nerv. infundibuli posterior;
n.lab., Nervi labiales;
n.md., Nerv. mandibularis;
n.m.st., Nerv. maculae staticae;
n.mx., Nerv. maxillaris;
n.n., Nerv. nidamentalis;
n.o., Nerv. opticus;
n.ol., Nerv. olfactorius;
n.om.a., Nerv. oculomotorius anterior;
n.om.p., Nerv. oculomotorius posterior;
n.opht.a., Nerv. ophthalmicus sup. anterior;
n.opht.i.a., Nerv. ophthalmicus inf. anterior;
n.opht.i.p., Nerv. ophthalmicus inf. posterior;
n.opht.p., Nerv. ophthalmicus sup. posterior;
n.p., Nerv. pallialis;
n.pc., Nerv. pancreatici;
n.p.d., Nerv. pallialis dorsalis;
n.pi., Nerv. pinnales;
n.p.m., Nerv. musc. adduct. pallii medialis;
n.po., Nerv. postorbitalis;
n.p.b.1,2,3,4, Nervus pili buccalis;
n.r., Nerv. recti;
n.r.a., Nerv. musc. retract. capitis anterior;
n.r.p., Nerv. musc. retract. capitis posterior;
n.s., Nerv. sympathicus;
n.st., Nerv. stellares;
n.st.c., Nerv. stom. coeci;
n.st.d., Nerv. stom. dorsalis;
n.st.v., Nerv. stom. ventralis;
n.t., Nerv. tentacularis;
n.v., Nerv. visceralis;
n.v.c.a., Nerv. venae cavae anterior;
n.v.c.p., Nerv. venae cavae posterior;
Oe., Oesophagus;
P.I., *II.*, Primitivstamm I, II;
Pc., Pericardialdrüse;
r.c., Ramus communicans;
r.lg., rechter Lebergang;
S.b.e., Sinus buccalis externus;
s.b.i., Sinus buccalis internus;
s.inf., Sinus infrabuccalis;
s.m., Sinus mesentericus;
S.v., Saugnapfvene;
v.a., Vena anterior;
v.abd., Vena abdominalis;
v.an., Vena analis;
v.at., Vena atramenti;
v.br., Vena branchialis;
v.br.l., Vena branchio-lienalis;
v.c., Vena cava;
v.d.i., Vena musc. depressoris infund.;
v.ge., Vena genitalis;
v.go.I, Vena gonoducalis anterior;
v.go.II, Vena gonoducalis posterior;
v.h., Vena hepatica;
v.i.a., Vena infundibuli anterior;
v.i.d., Vena infundibuli dorsalis;
v.i.p., Vena infundibuli posterior;
v.m.d., Vena mesenterica dextra;
v.m.s., Vena mesenterica sinistra;
v.n., Vena nidamentalis;
v.n.v., Vena nidamentalis ventralis;
v.n.pall., Vena nervi pallialis;
v.p., Vena pallialis (*r.pall.*, Ramus pallialis, *r.st.*, Ramus stellaris);
v.p.m., Vena musc. adduct. pallii medialis;
v.oe., Vena oesophagealis;
v.s., Vena siphonalis;
v.t., Vena tentacularis;
v.t.n., Vene des Tentakelnerven.

Tafel XXII.

Fig. 1. Das centrale Nervensystem der *Rossia macrosoma* von der Dorsalseite.

Fig. 2. Das centrale Nervensystem der *Rossia macrosoma* von der rechten Seite.



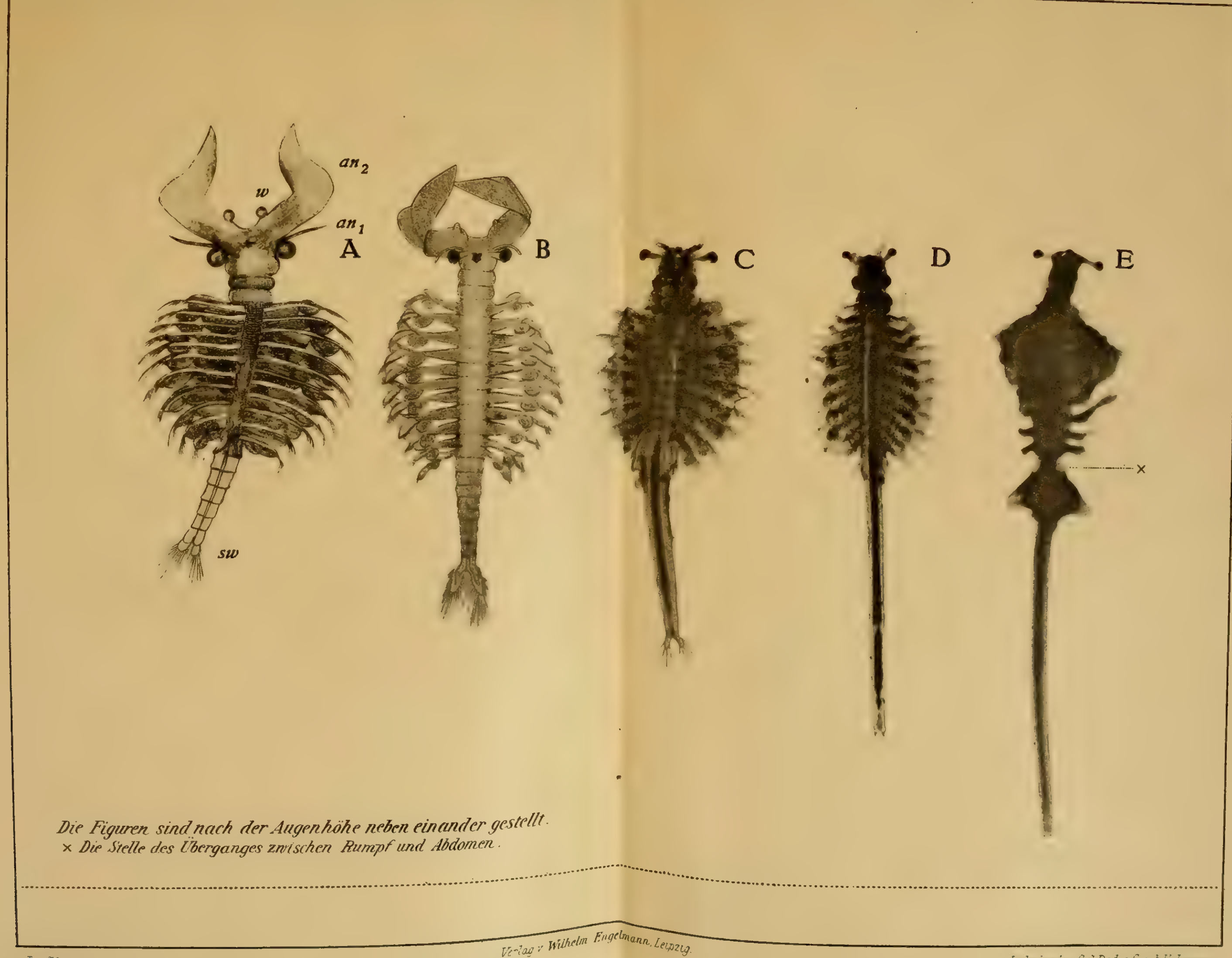
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.









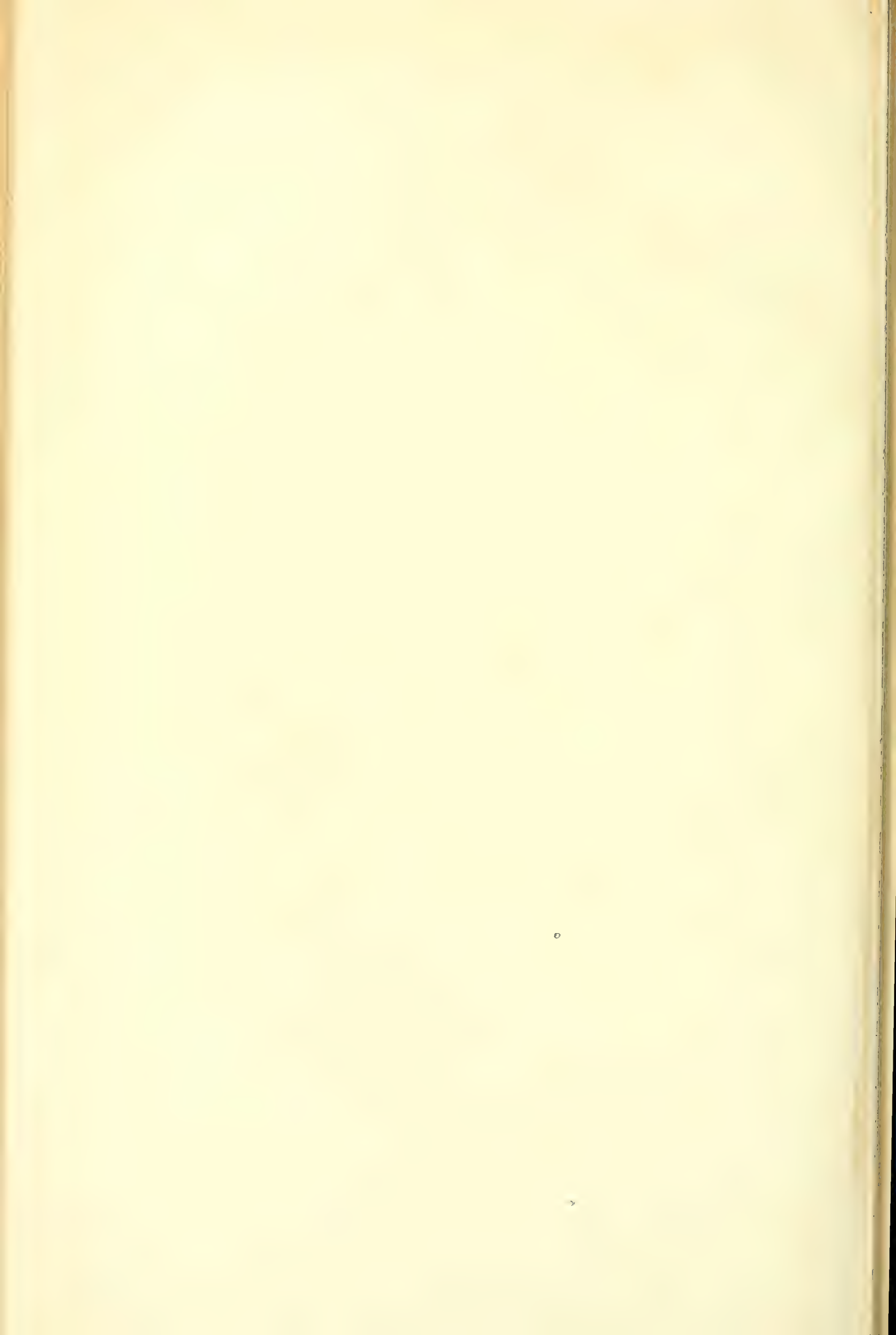


Die Figuren sind nach der Augenhöhe neben einander gestellt.
× Die Stelle des Überganges zwischen Rumpf und Abdomen.

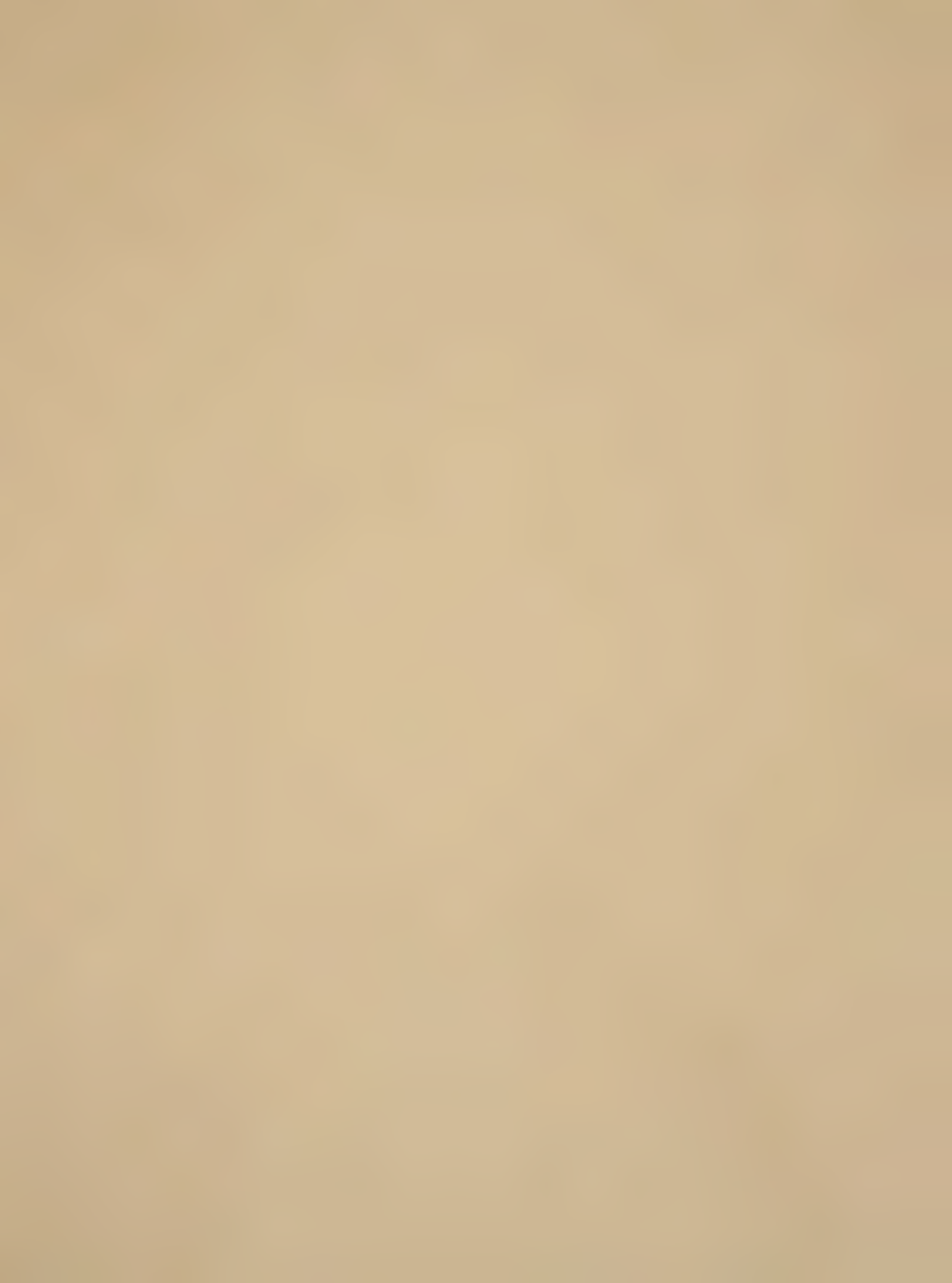
Dr Ábonyi

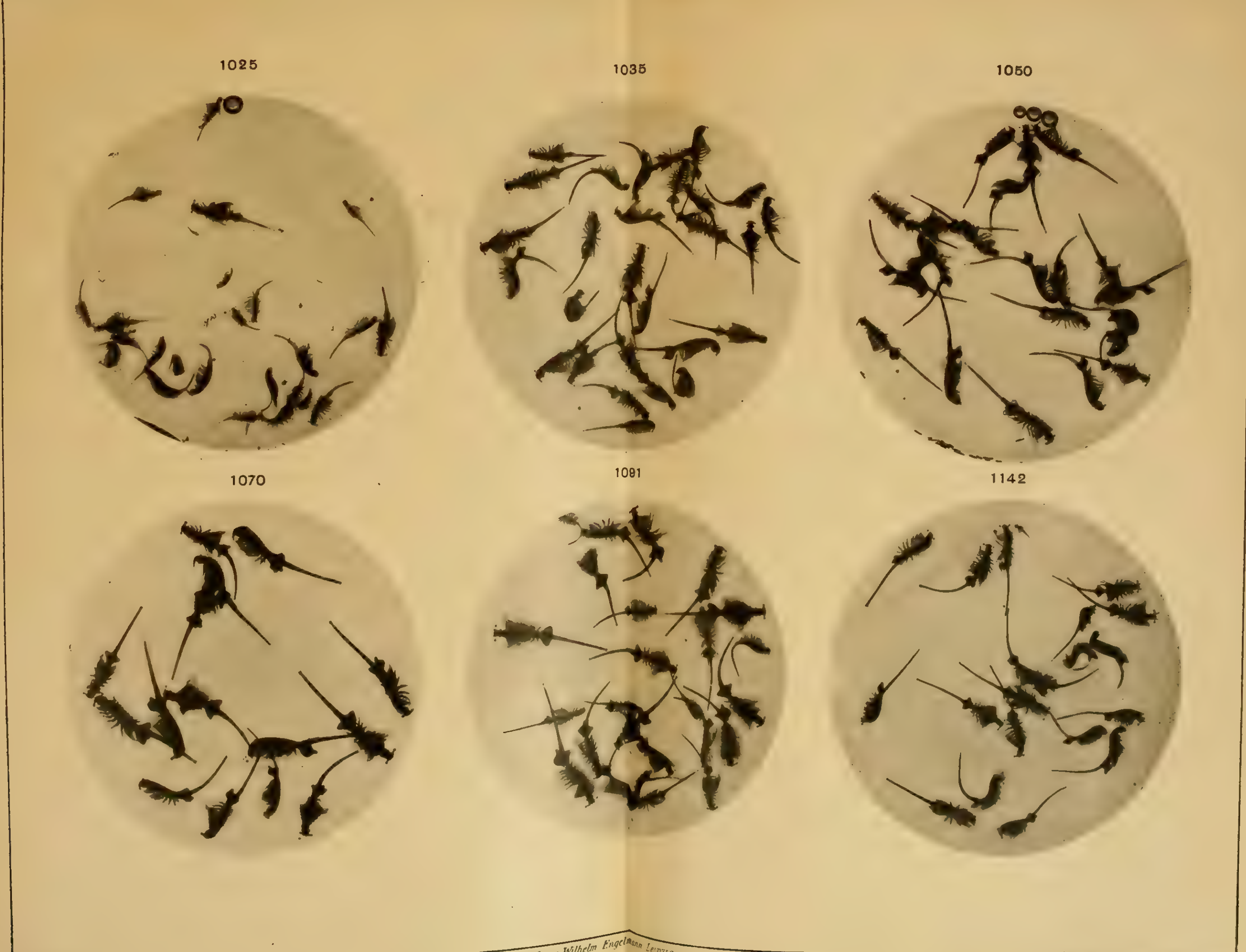
Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Lichtdruck v. C. G. Roder, G. m. b. H. Leipzig.









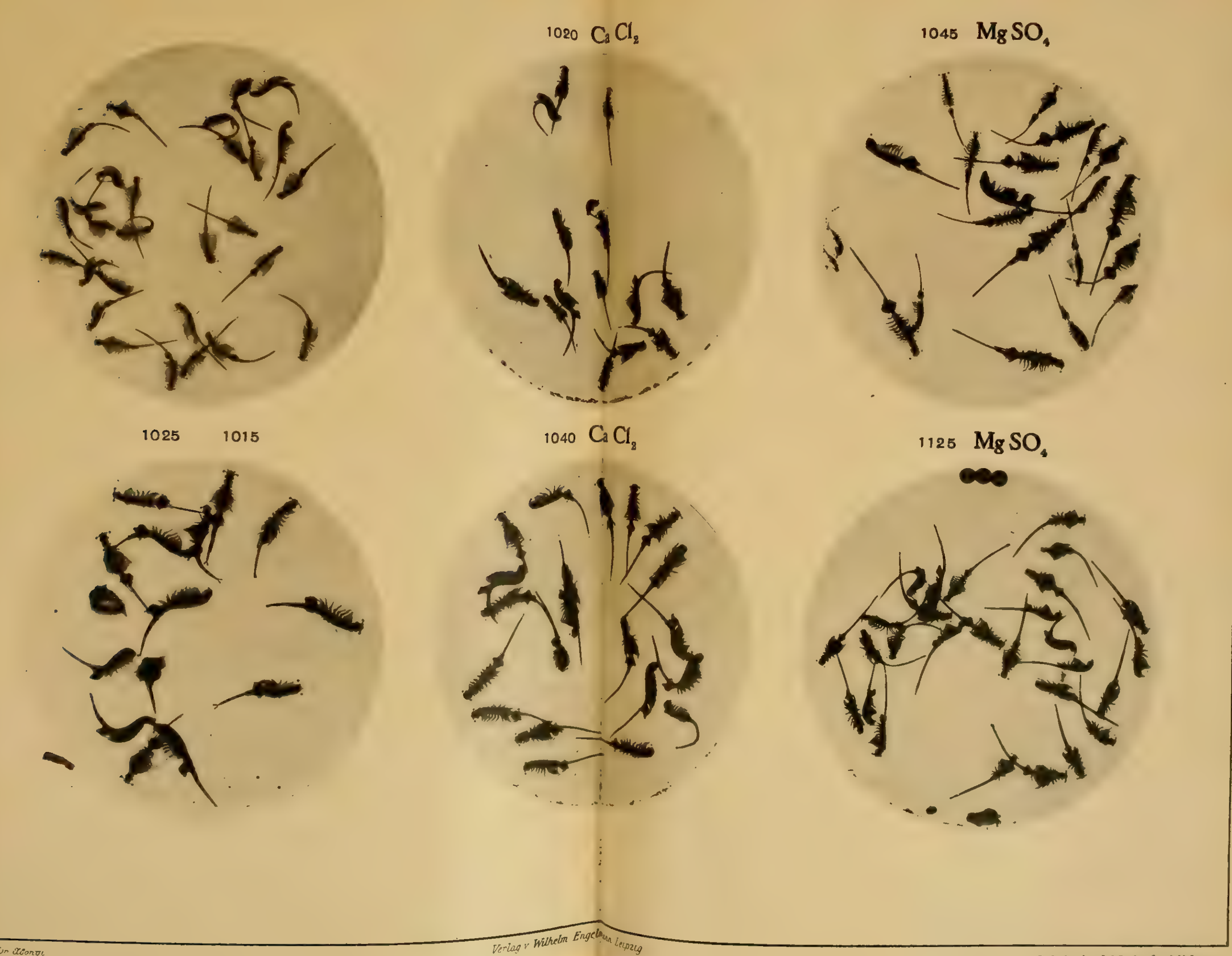
Verlag v. Wilhelm Engelmann Leipzig

Phot. Dr. Zonge *Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig.*








1020 $CaCl_2$
1045 $MgSO_4$
1025
1015
1040 $CaCl_2$
1125 $MgSO_4$







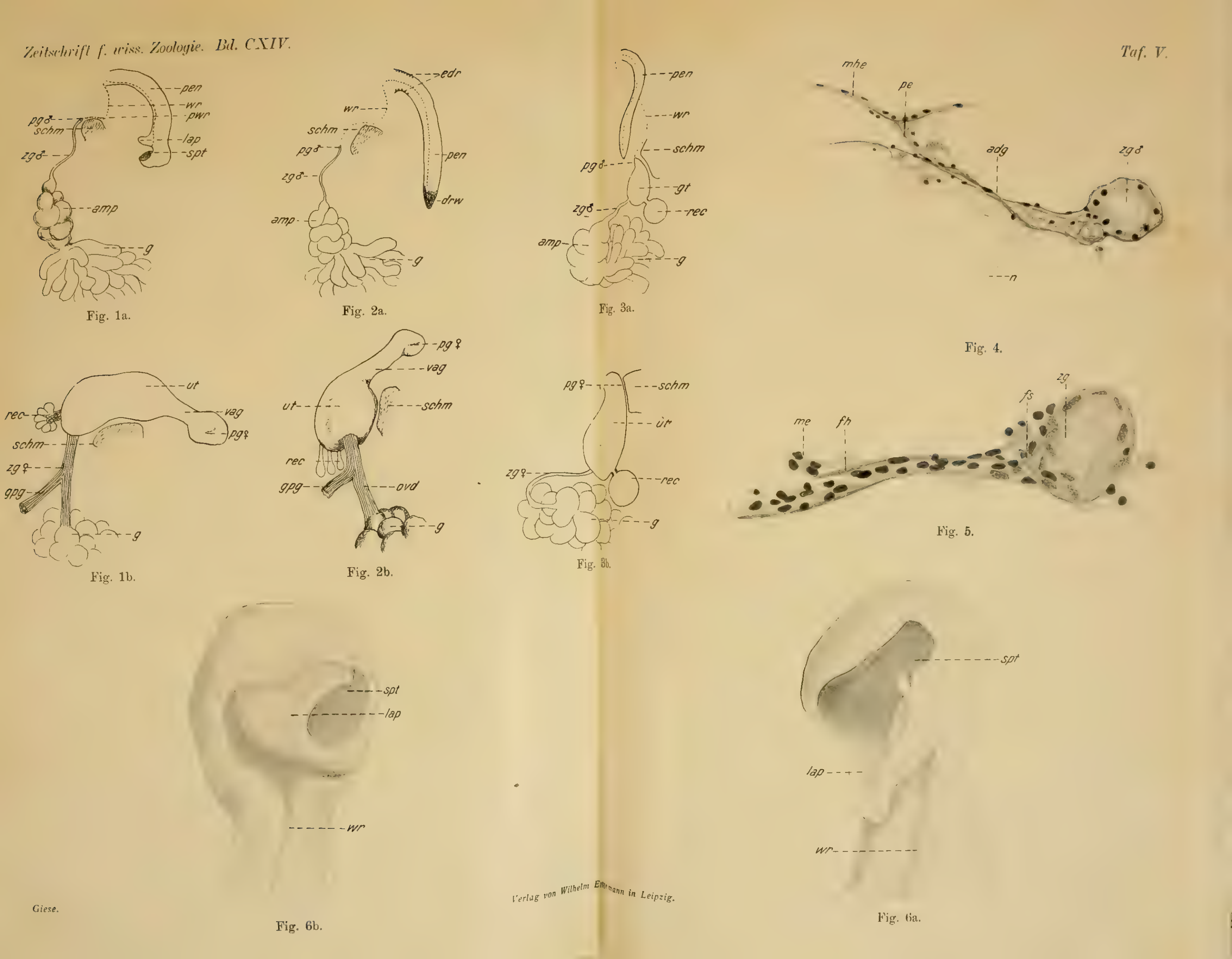


Fig. 1a. Fig. 2a. Fig. 3a. Fig. 4.

Fig. 1b. Fig. 2b. Fig. 3b. Fig. 5.

Fig. 6b. Fig. 6a.

Giese.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.







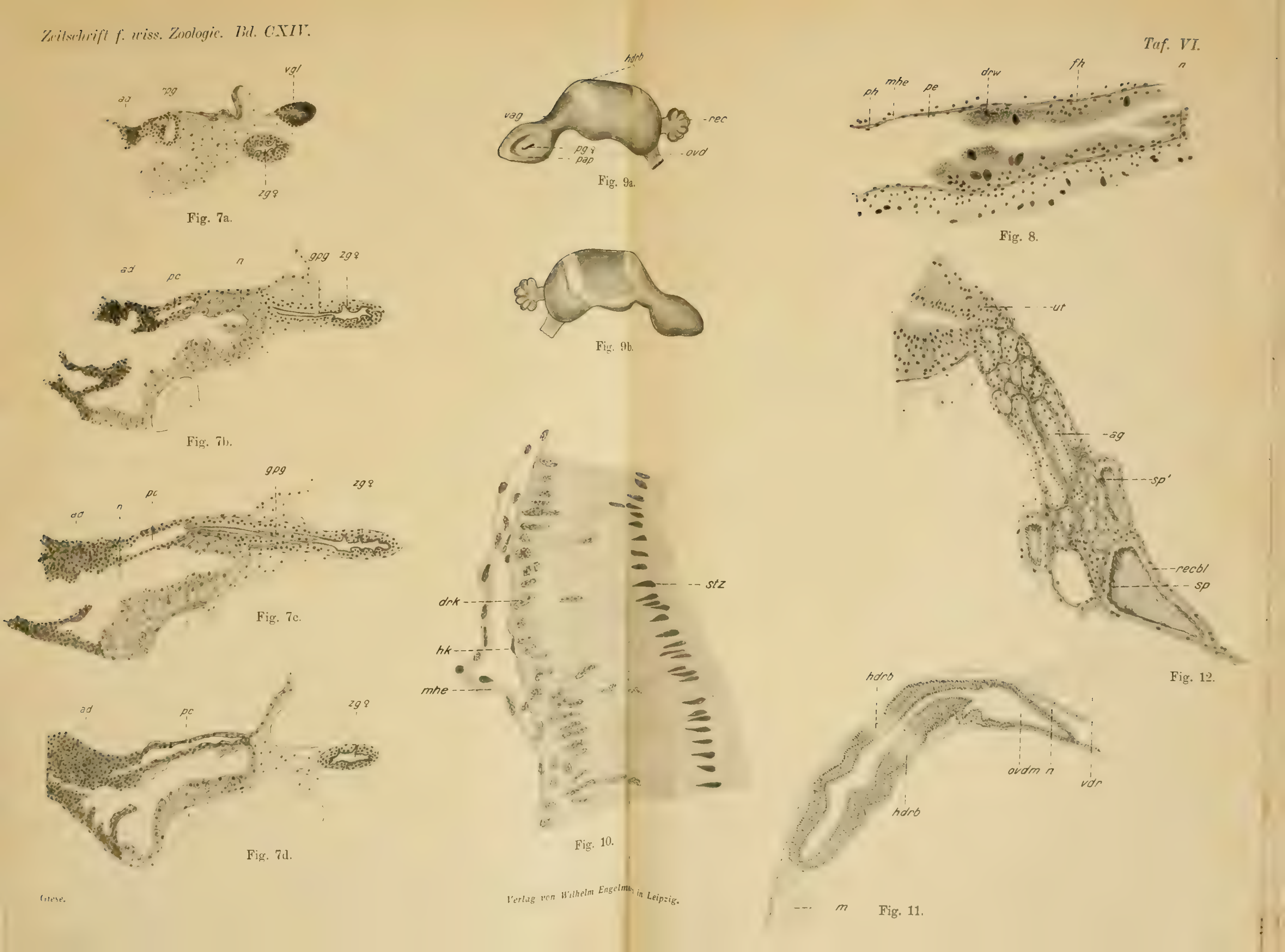


Fig. 7a.

Fig. 7b.

Fig. 7c.

Fig. 7d.

Fig. 8.

Fig. 9a.

Fig. 9b.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Giese.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



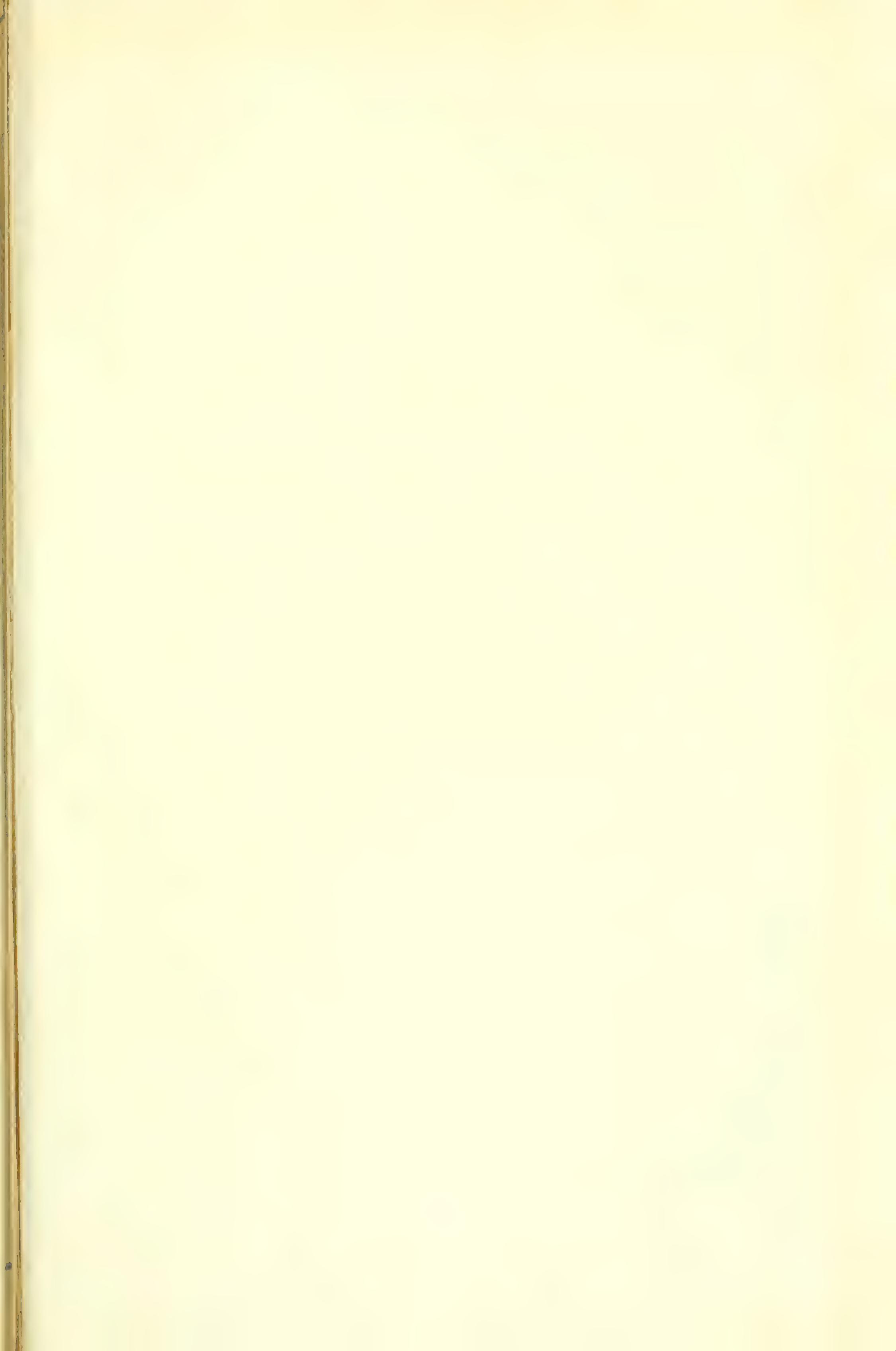






Fig. 13. Fig. 14 a, b, c. Fig. 14d. Fig. 14e. Fig. 14f. Fig. 14g. Fig. 14h. Fig. 15. Fig. 16. Fig. 17. Fig. 18.







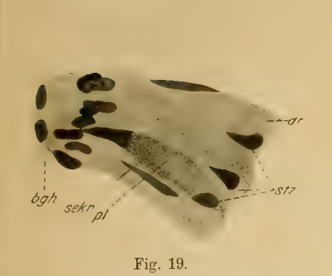


Fig. 19.



Fig. 21a.



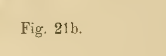

Fig. 21b.



Fig. 22.

Fig. 20.

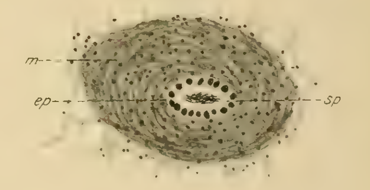
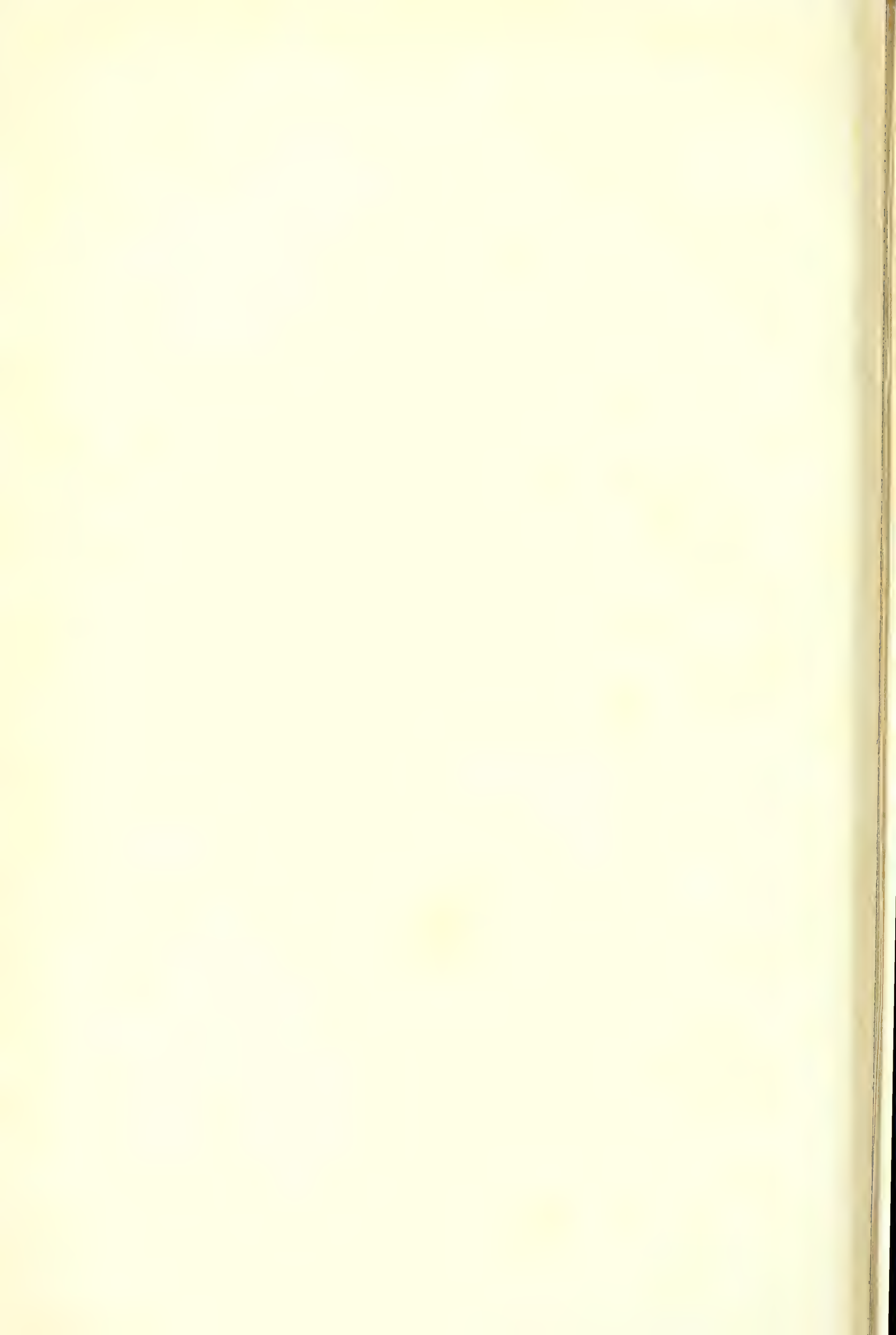
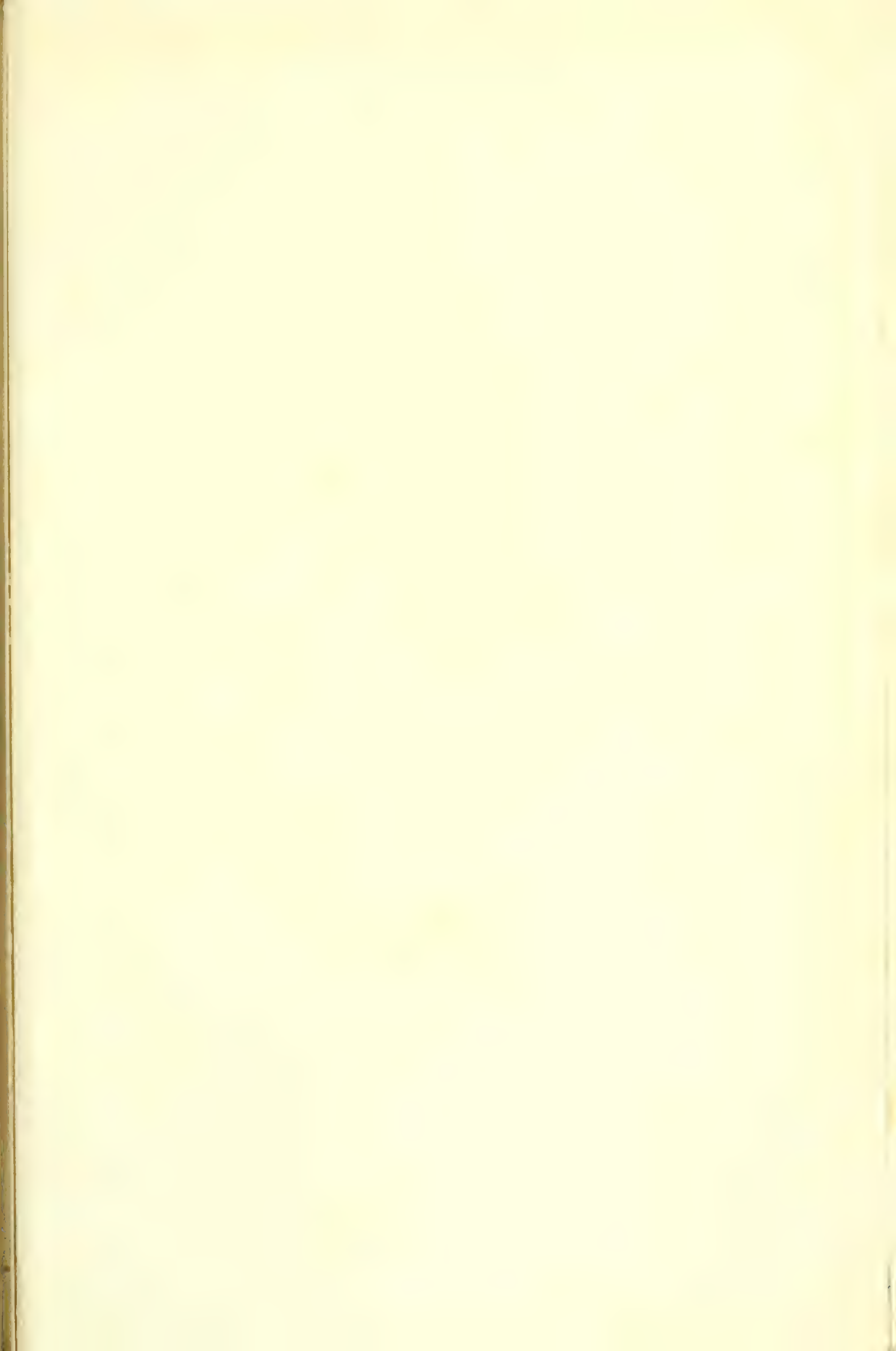


Fig. 23.

Giese.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.









1 4 2 5 3 6 7 8 9 10 11 12 14 13

E. Wasmann phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.







15 19

16 20

17 21

18 22

lb m

m lb m

23 24

f f g m m m md 9 f 8

m f f

25 26

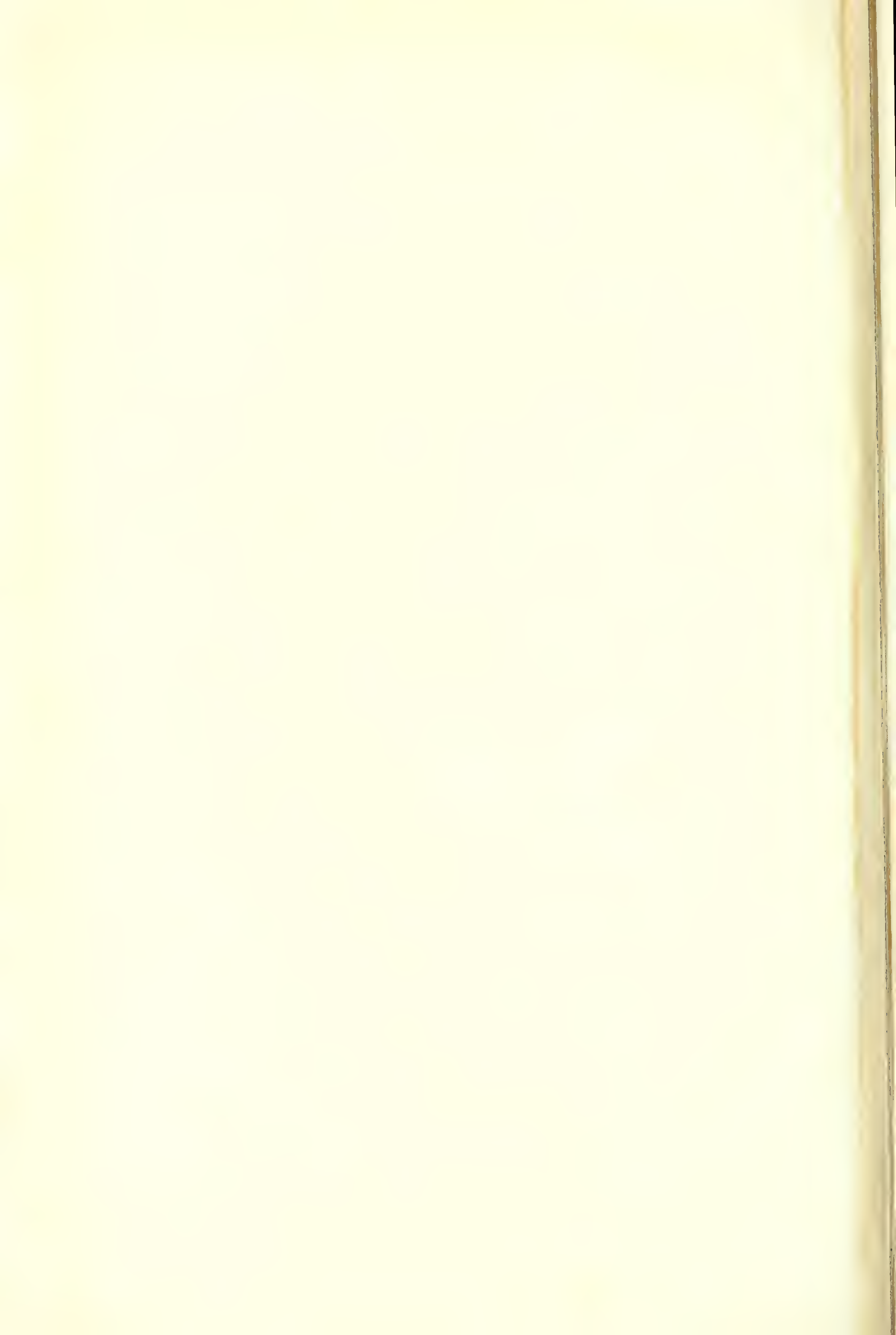
c f t ta

27 28 29

30 31

E Wasmann phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.







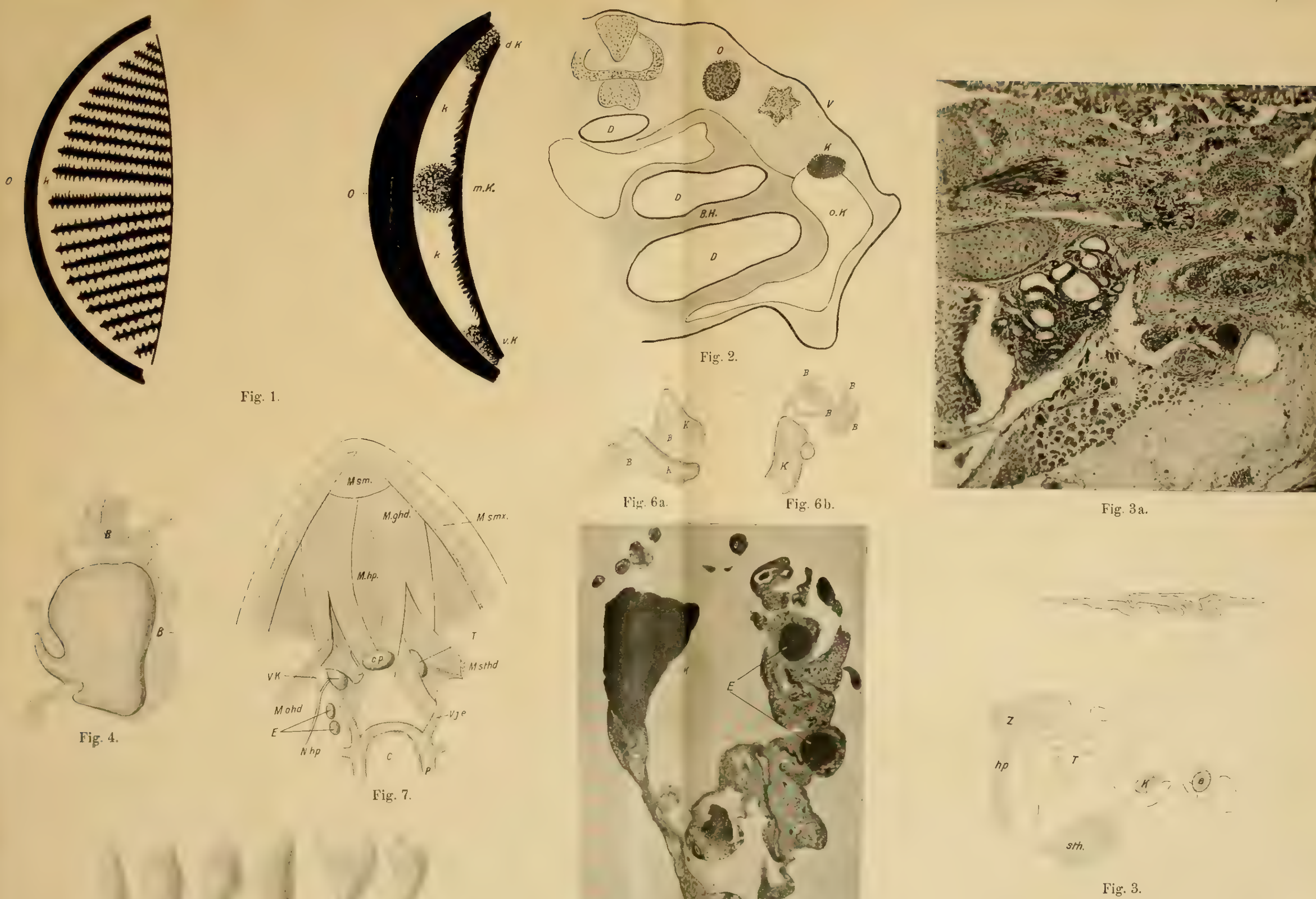


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3a.

Fig. 6a. Fig. 6b.

Fig. 4.

Fig. 7.

Fig. 3.

Fig. 5.

Fig. 8.

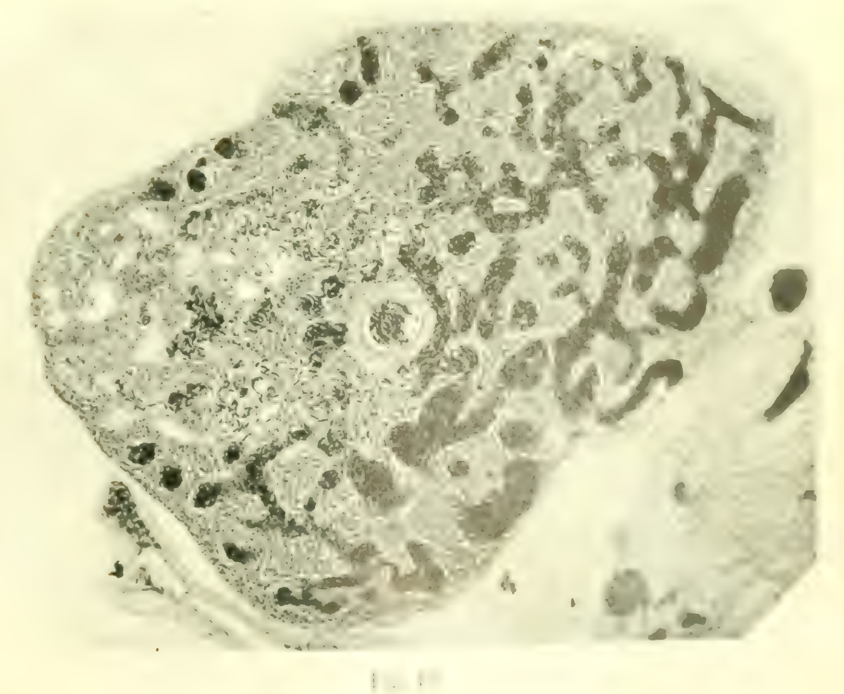
Michl.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

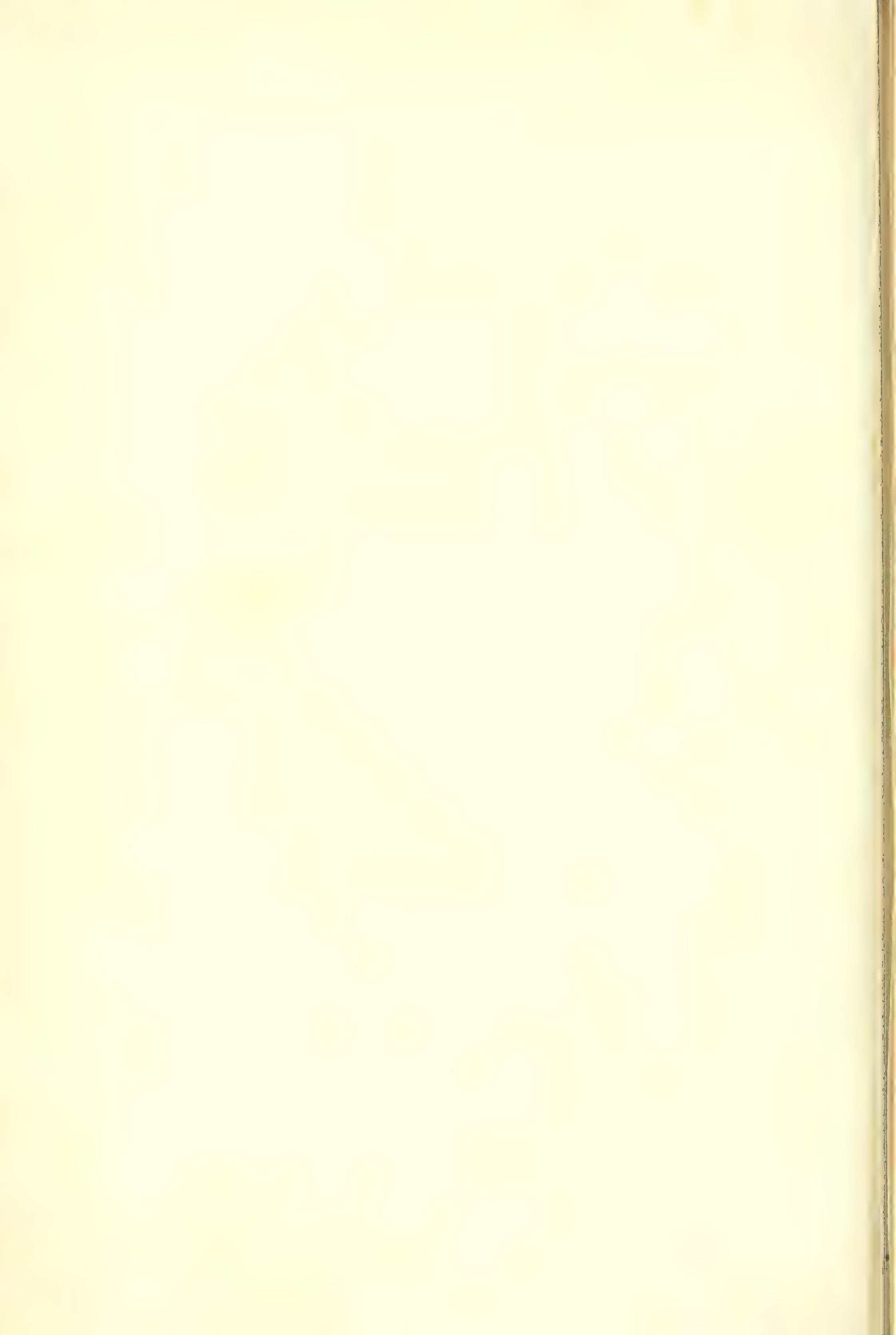


Fig. 9.

Fig. 11



Miehl.







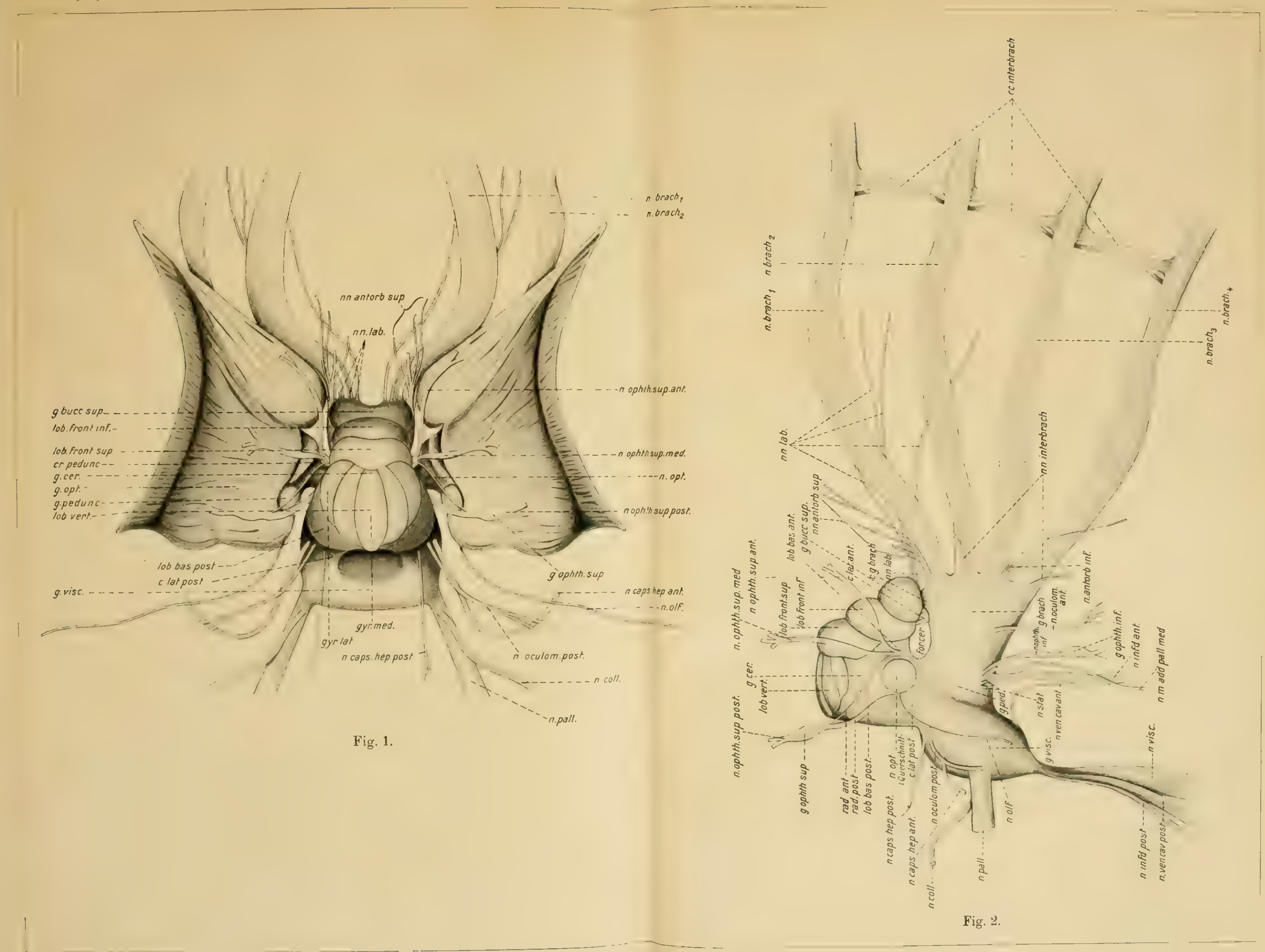
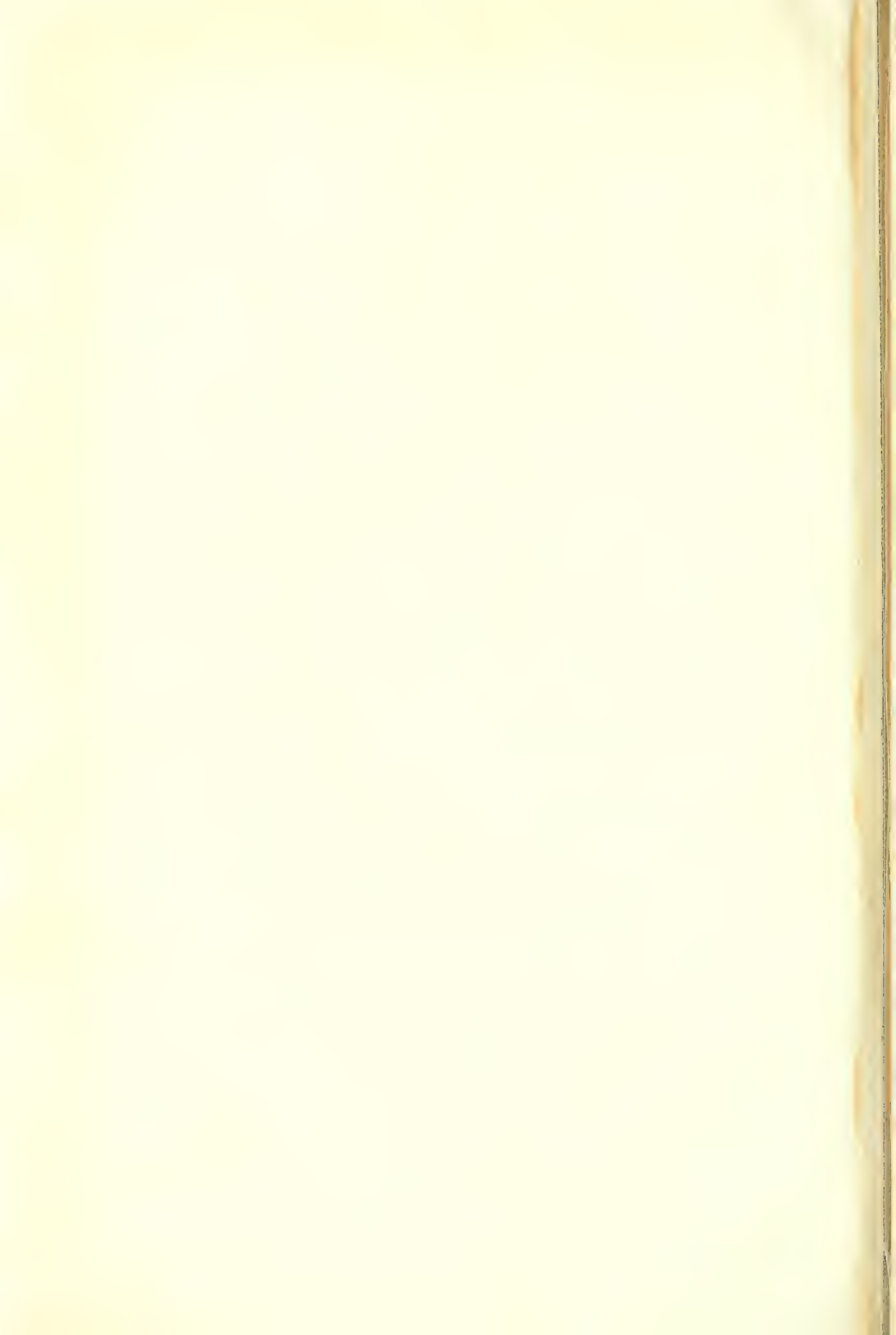
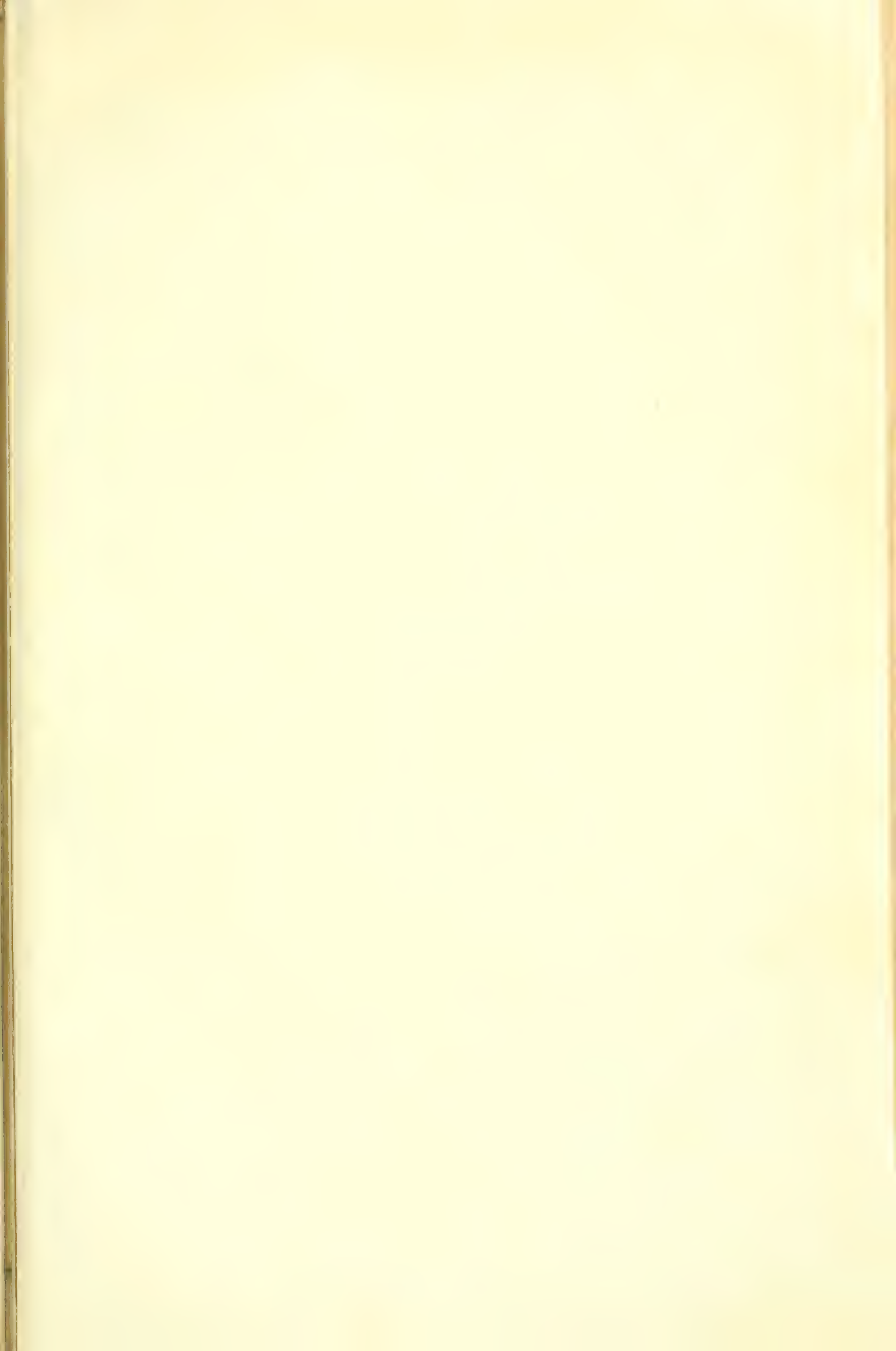

n brach1
n. brach2
nn antorb sup
nn. lab.
n ophth. sup. ant.
g bucc sup.
lob. front inf.
lob. front sup
cr pedunc
g. cer.
g. opt.
g. pedunc
lob vert.
n ophth sup. med.
n. opt.
n ophth sup post.
lob bas post
c lat post
g. visc.
g ophth. sup
n caps hep ant.
n. olf.
gyr. med.
gyr lat
n caps. hep post
n oculom. post.
n coll.
n. pall.
rc interbrach
n. brach2
n. brach1
n. brach4
n. brach3
nn lab.
nn interbrach
n. ophth. sup. med
n. ophth. sup. ant.
lob bas ant.
g bucc sup.
nn antorb sup
c lat ant.
g brach
lob front sup
lob front inf
forcer
n. antorb inf.
g brach
n. oculom. ant
g ophth. inf.
n infd ant.
n m add pall med
g cer.
lob vert.
n. ophth. sup post.
g ophth sup
rad ant.
rad. post.
lob bas post.
n opt (Querschnitt)
c lat post
g ped.
n stat
n ven cav ant
g visc.
n visc.
n caps hep post.
n caps. hep ant.
n oculom post.
n coll.
n pall
n olf.
n infd post
n. ven cav post

Fig. 1.

Fig. 2.







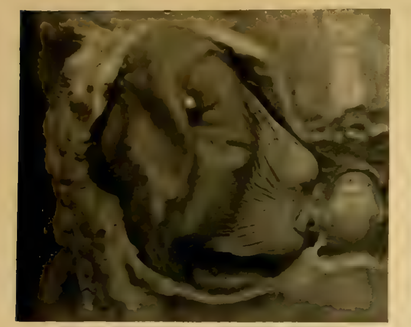


Fig. 3.

Fig. 4.

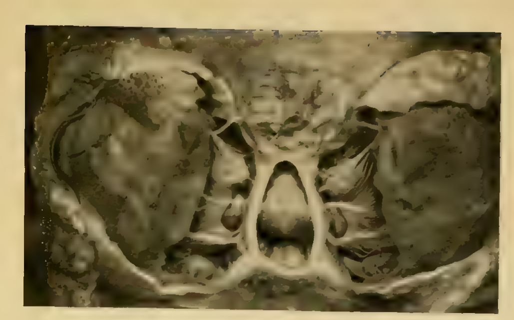


Fig. 7.

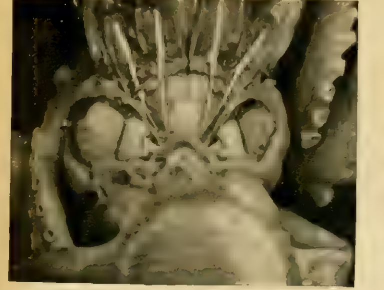


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 5.

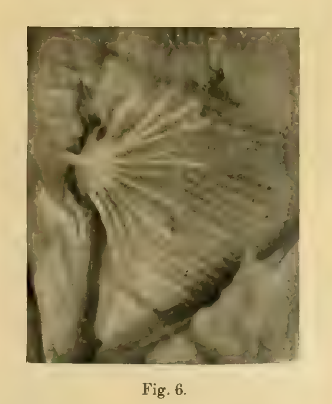


Fig. 6.

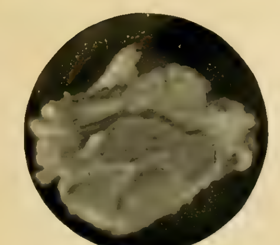


Fig. 10.

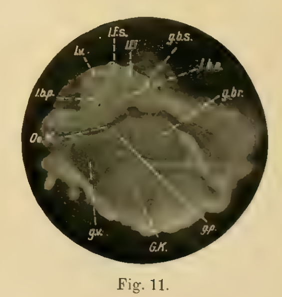
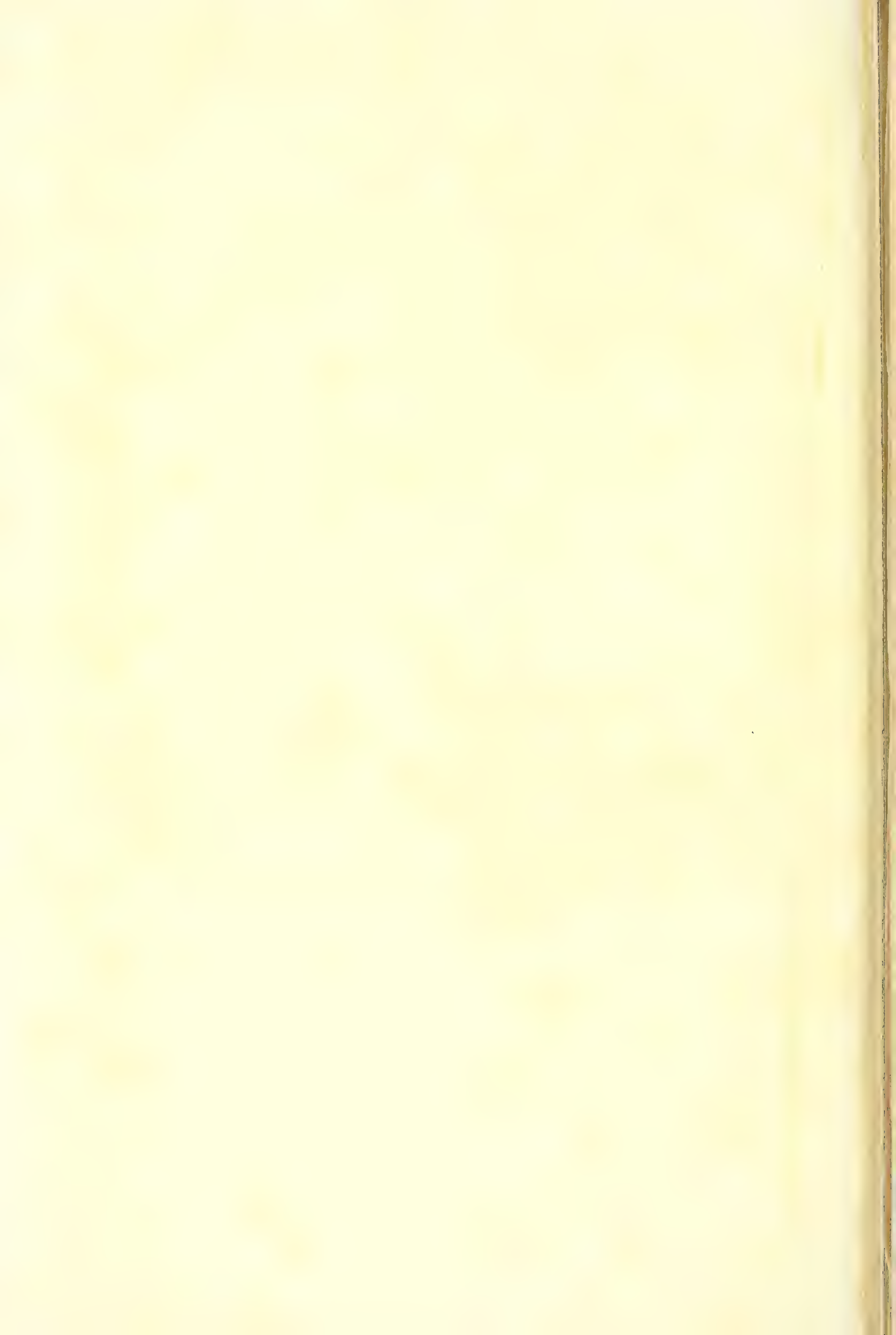


Fig. 11.

A. Pfefferkorn.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.







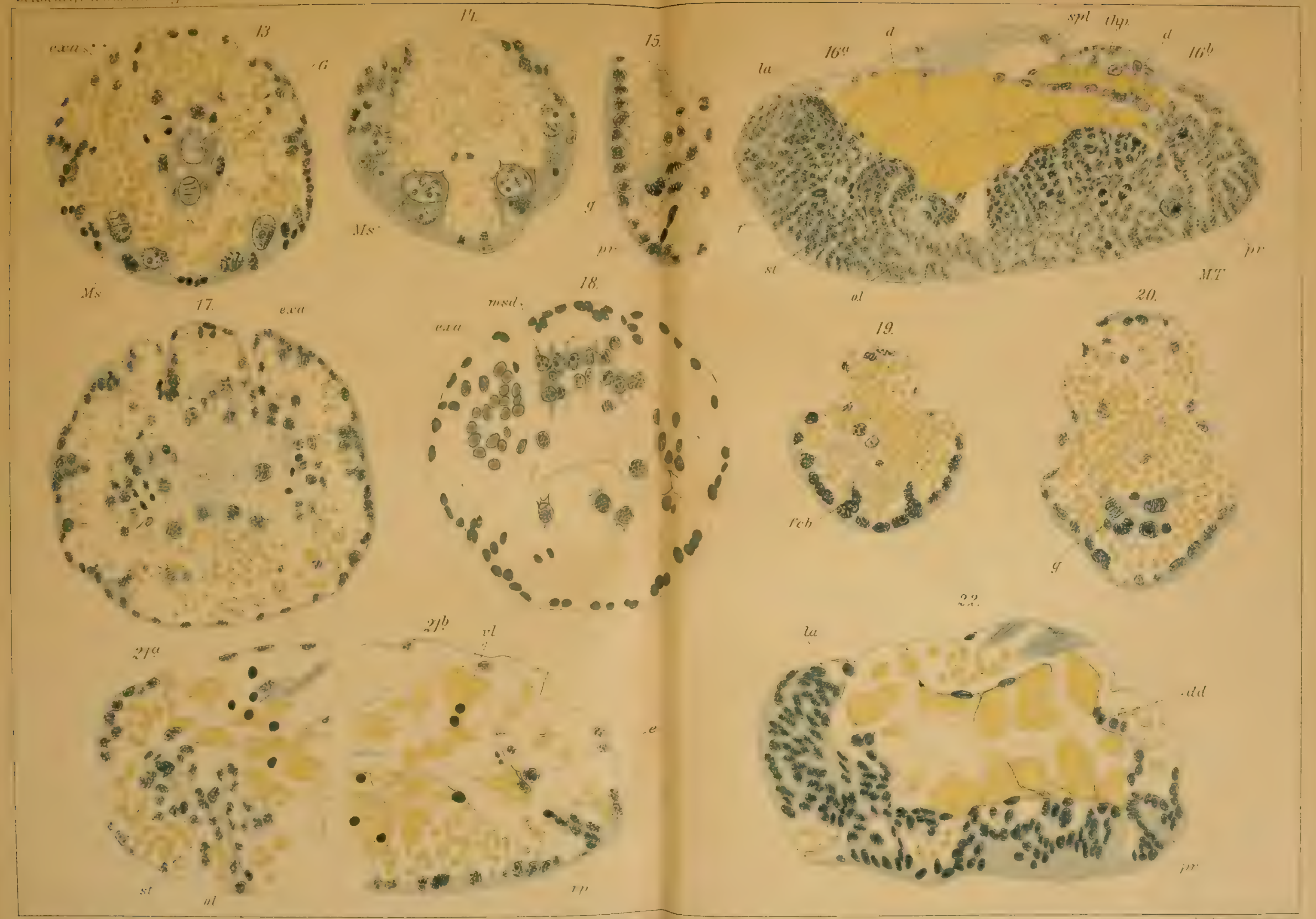


Wilhelm Engelmann

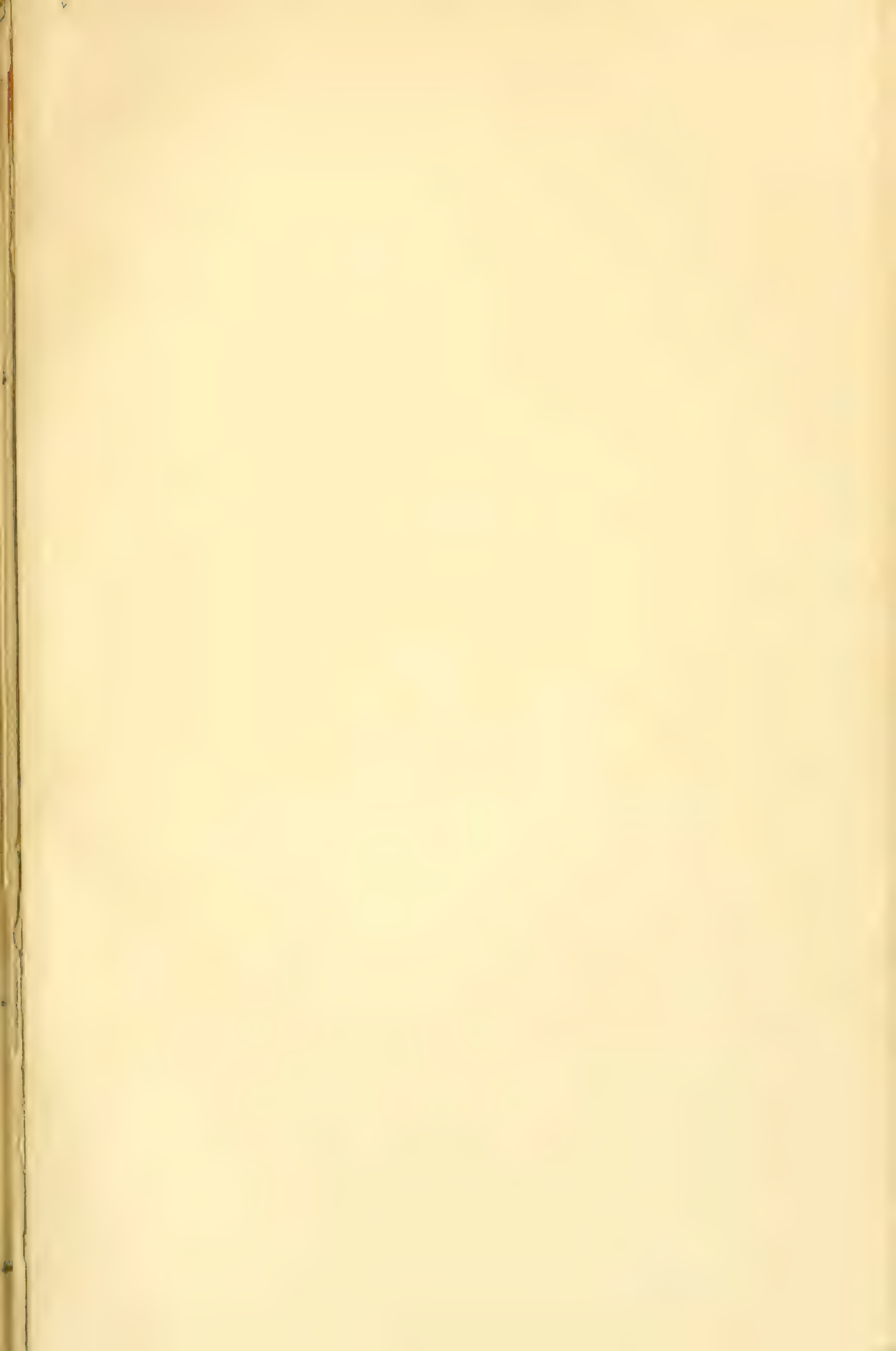




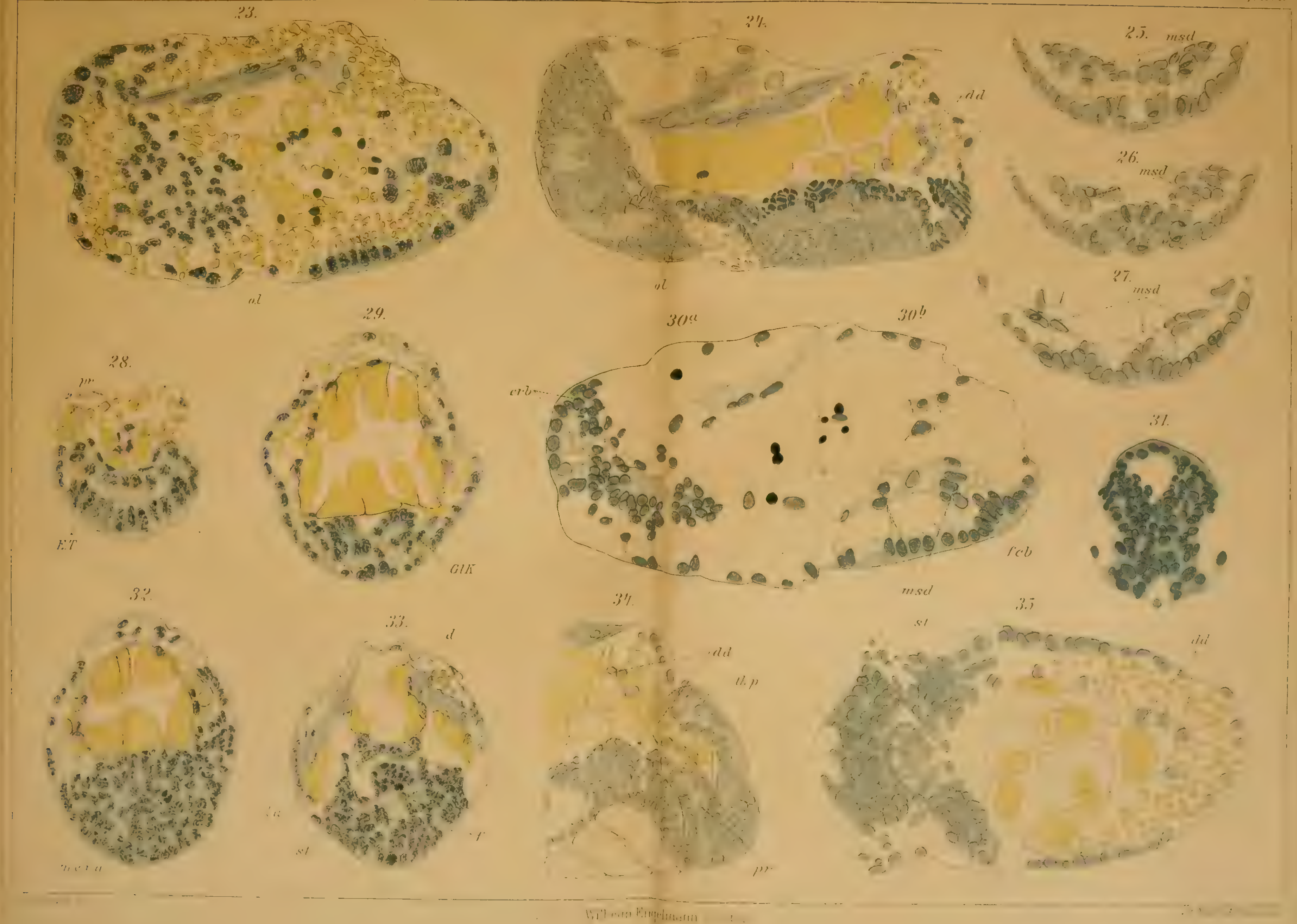



13
14.
15.
16a
16b
17.
18.
19.
20.
21a
21b
22.
exa
Ms
msd
la
spl
d
pr
st
ol
M.T
feb
g
vl
e
dd

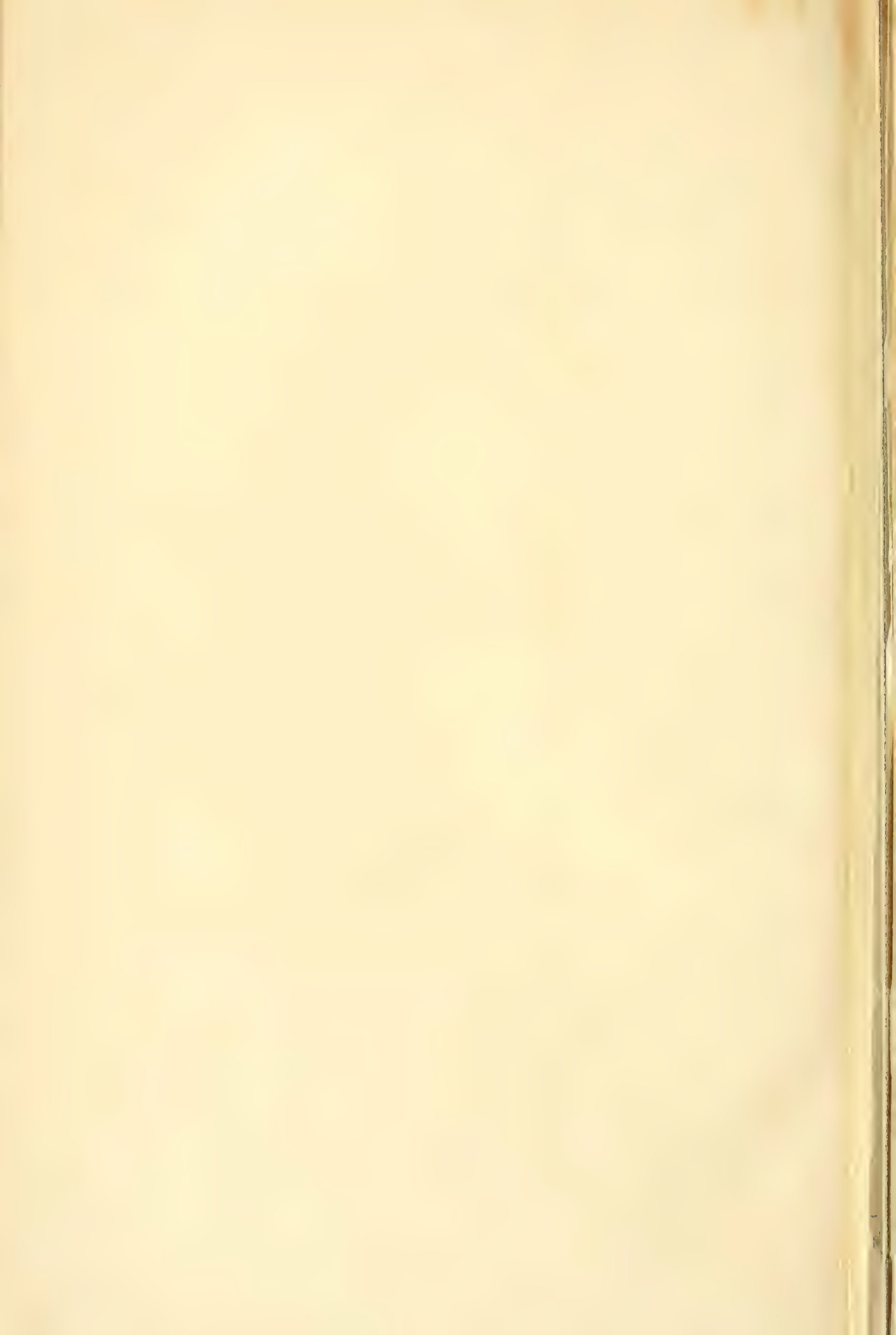


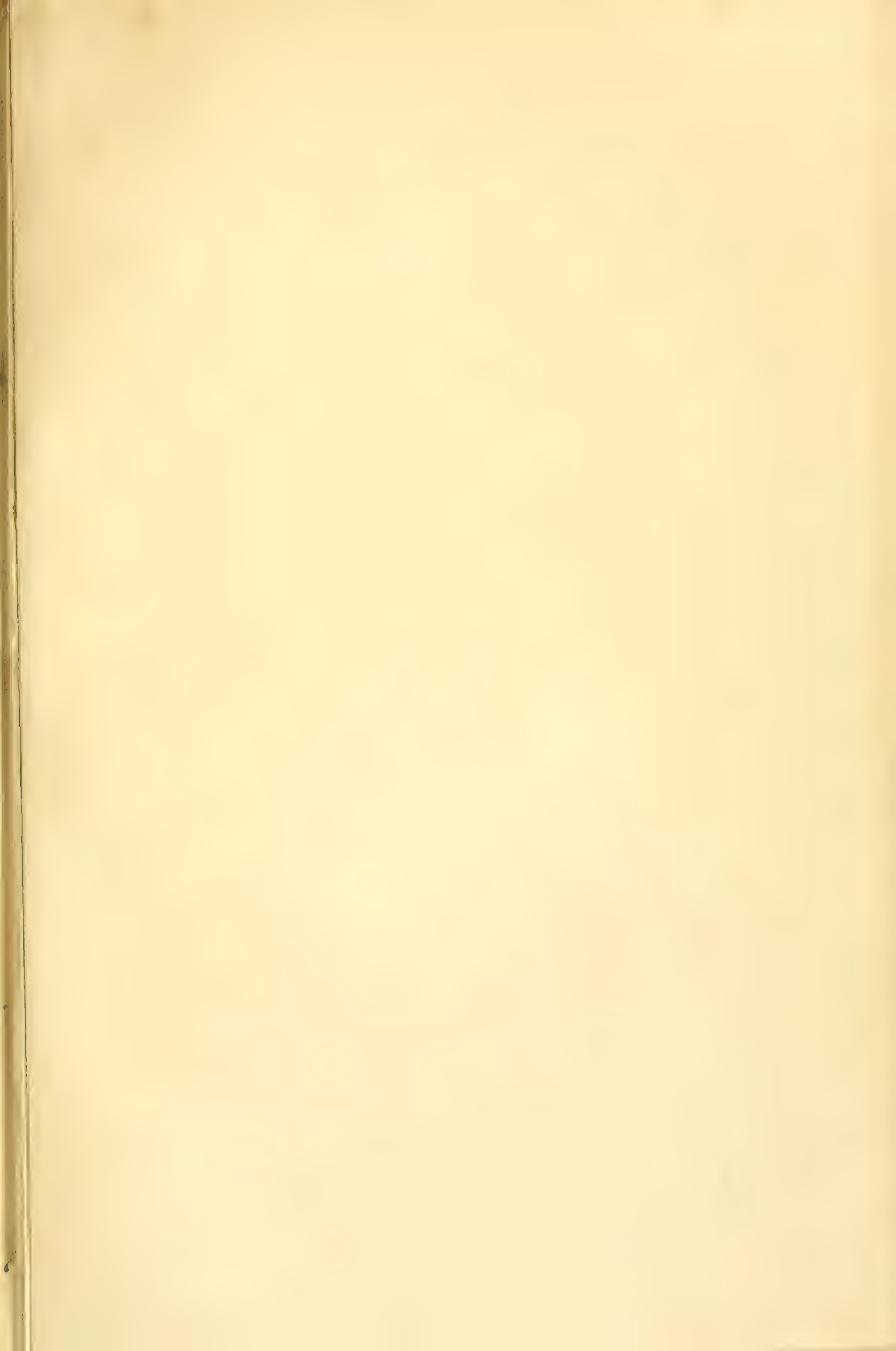






23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30a
30b
31.
32.
33.
34.
35.
msd
dd
ol
pr
crb
fcb
ET
GlK
d
st
th.p

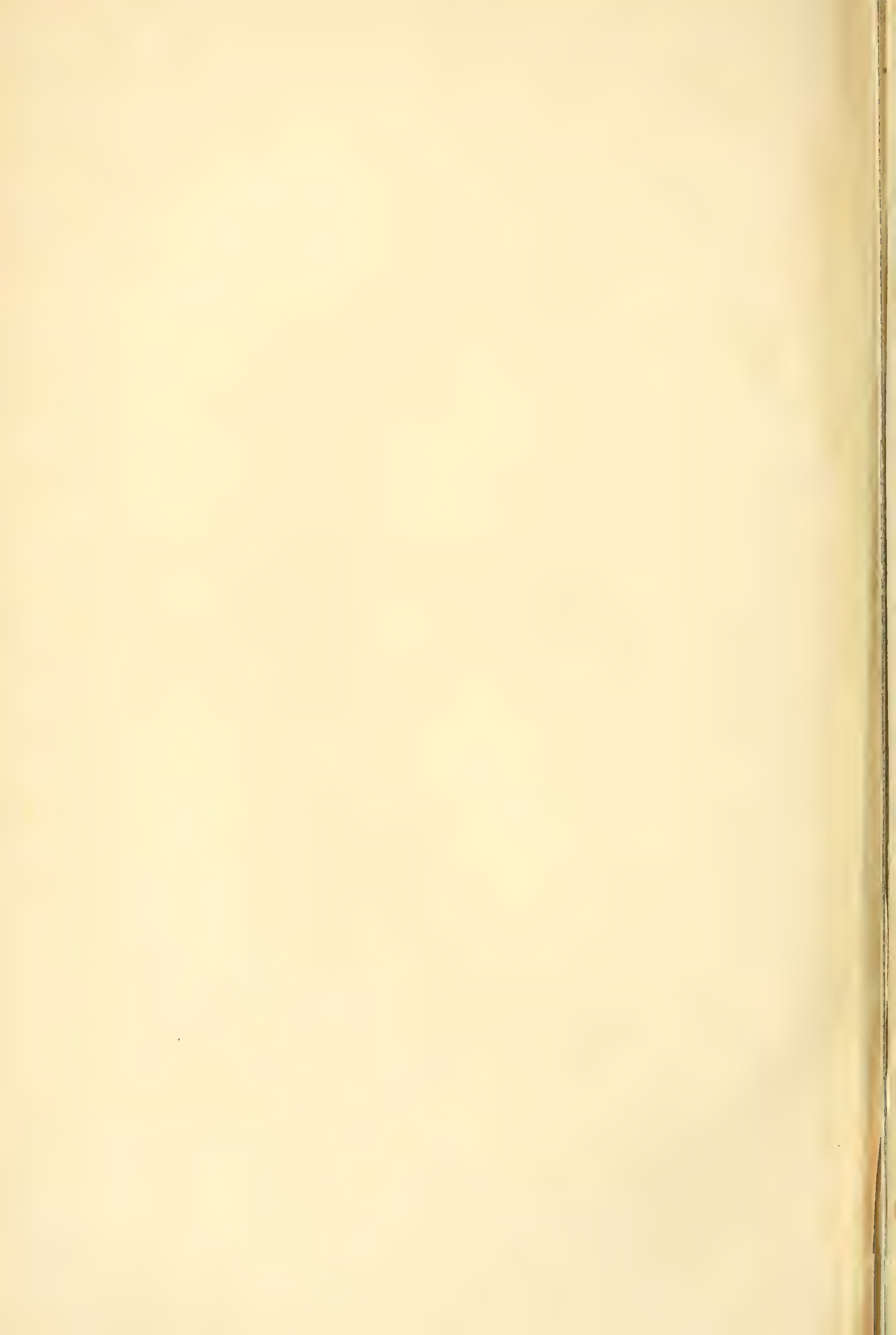


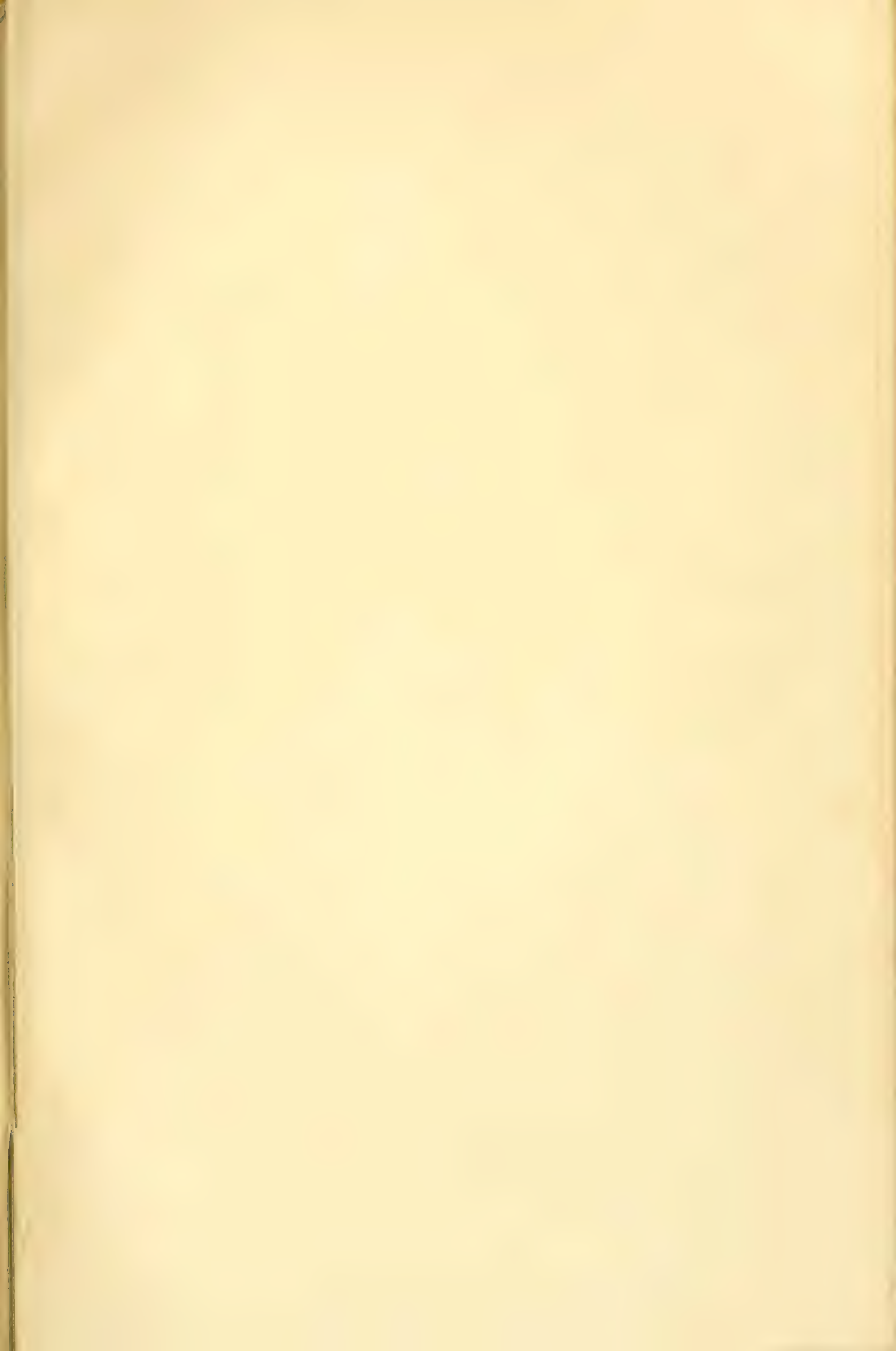




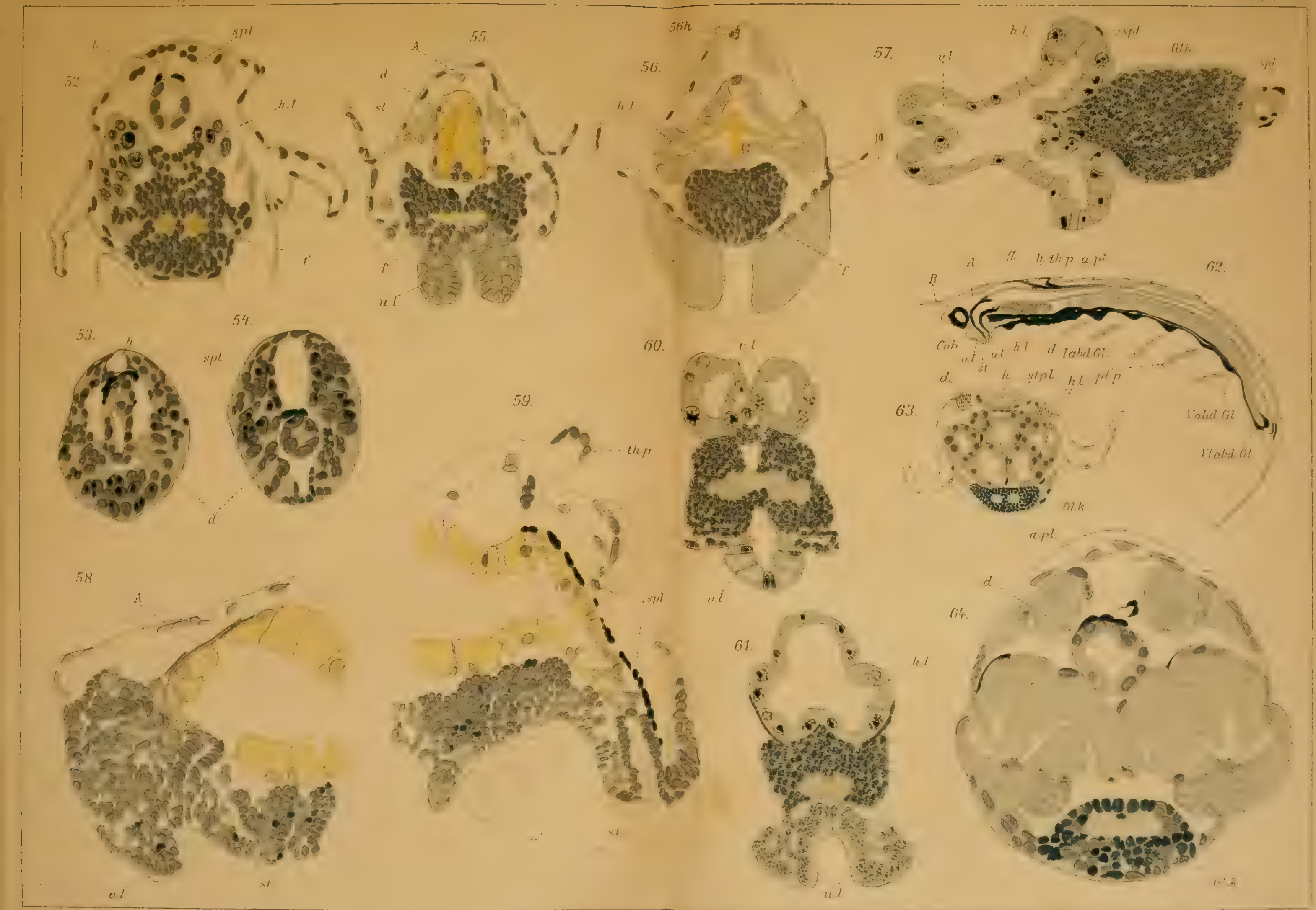


Wilhelm Engelmann





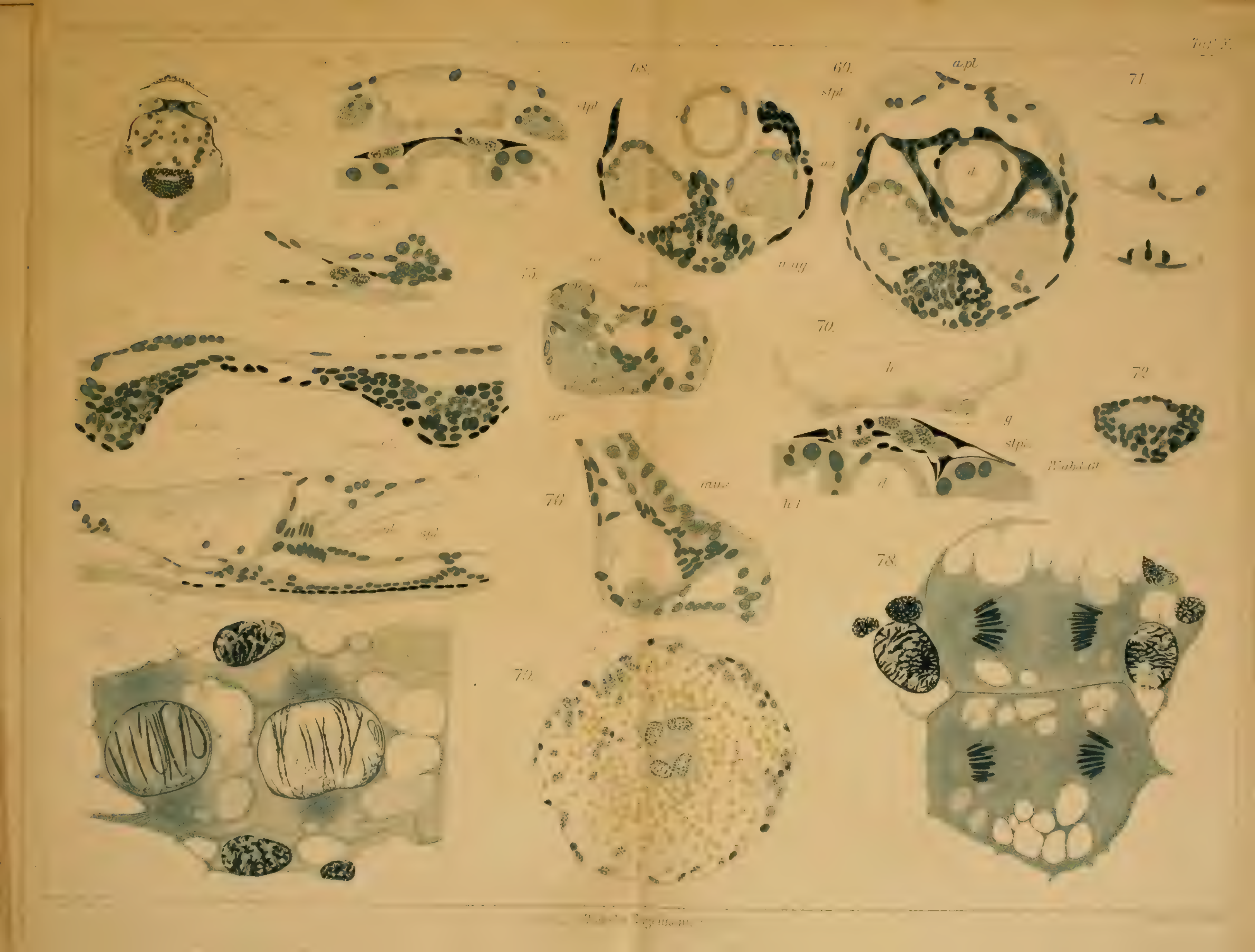


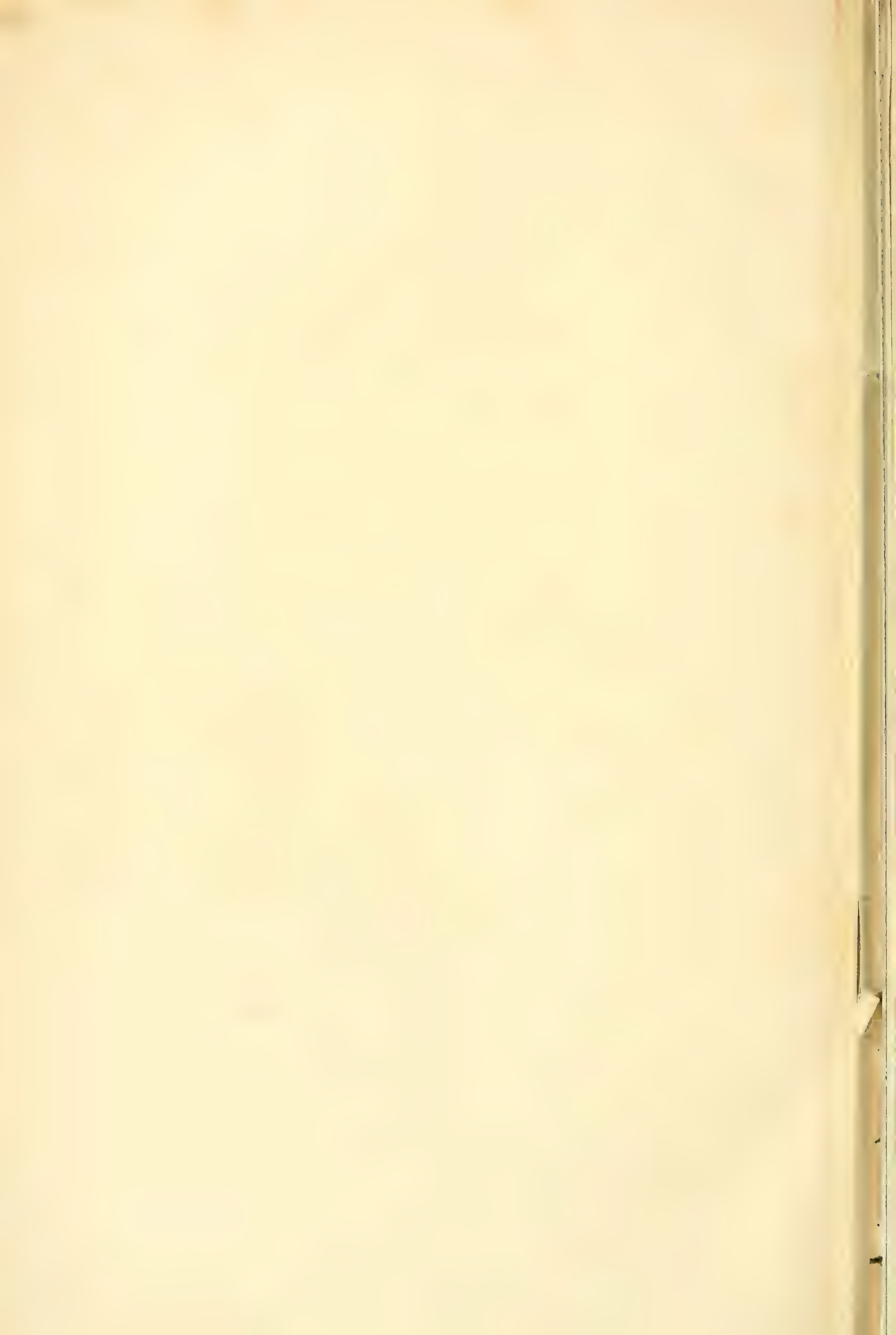

52.
53.
54.
55.
56.
56h.
57.
58.
59.
60.
61.
62.
63.
64.
spl
h.l
f
A
d
st
u.l
o.l
v.l
th.p
Gl.k
R
Cob
a.pl
Vabd.Gl.
VIabd.Gl.















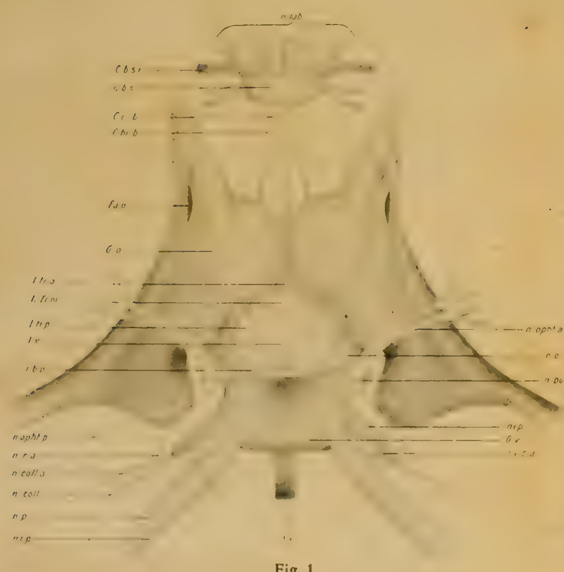


Fig. 1

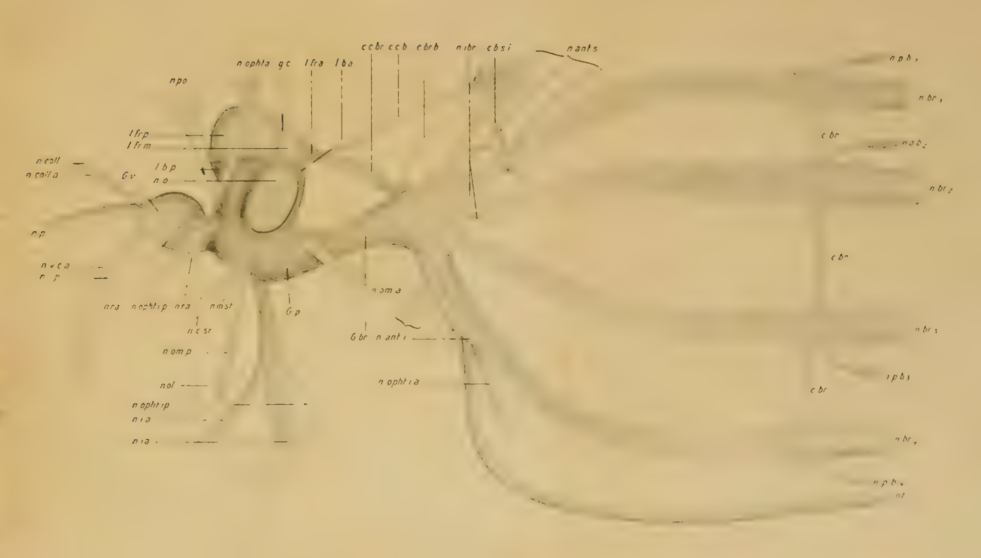
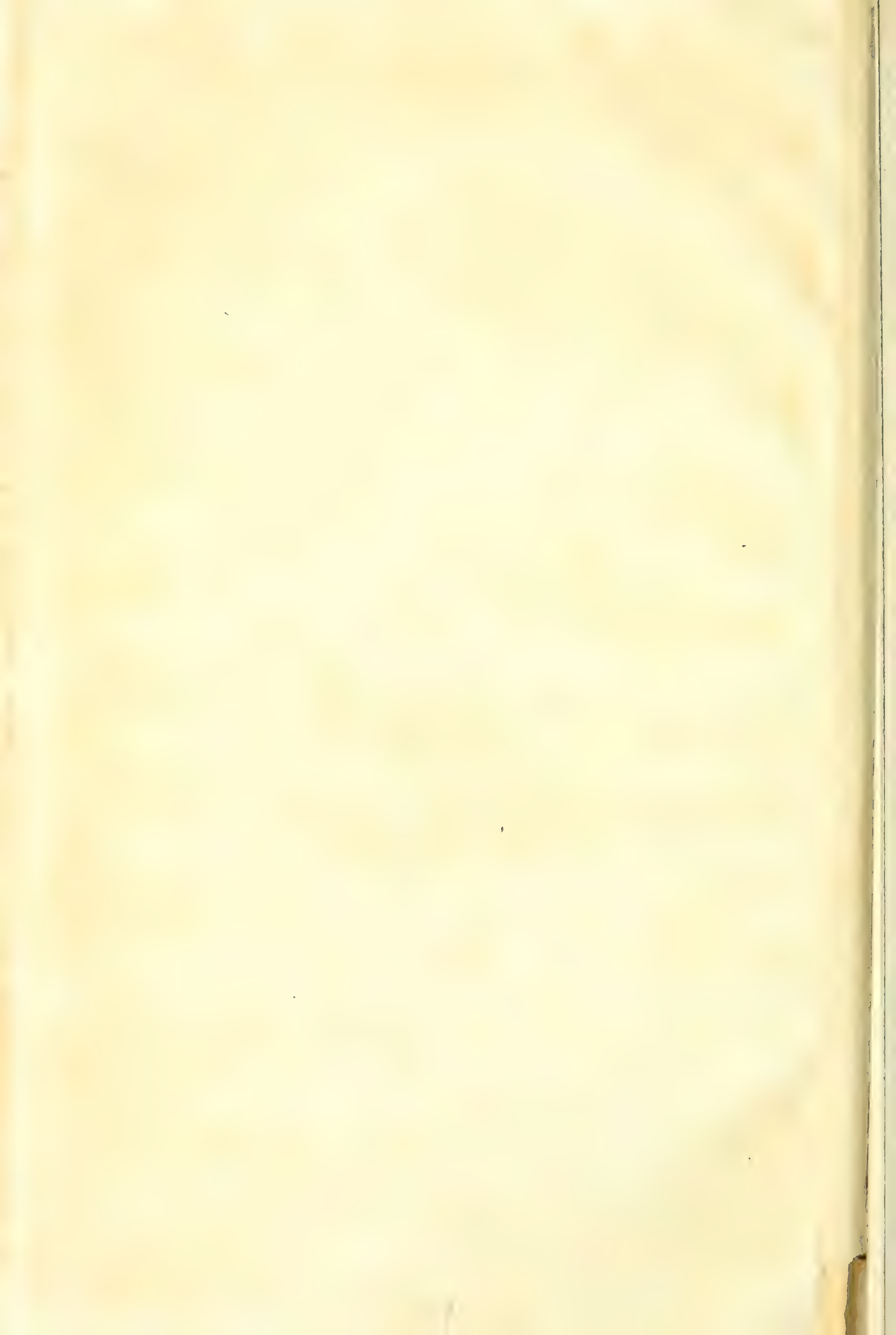
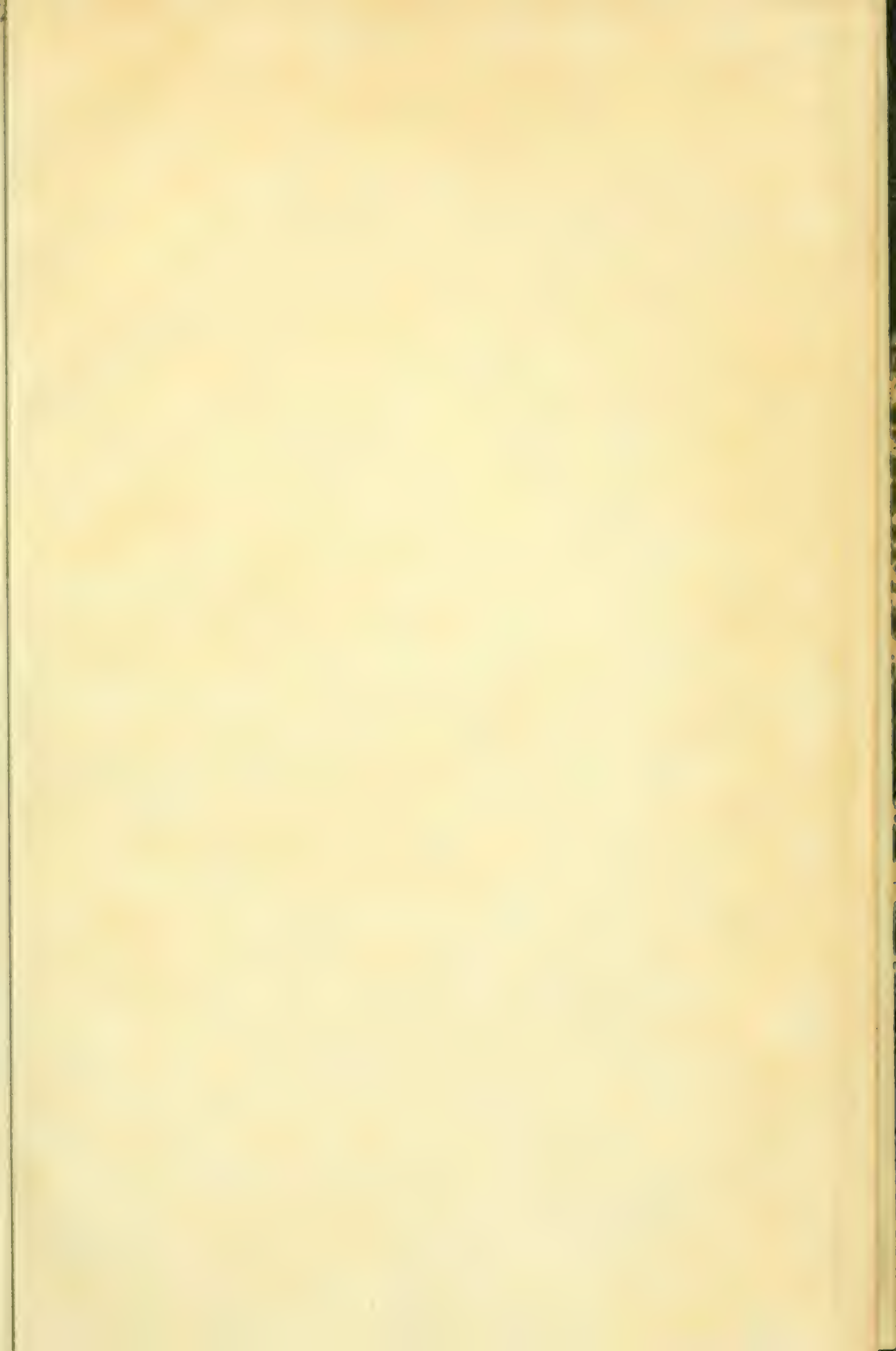
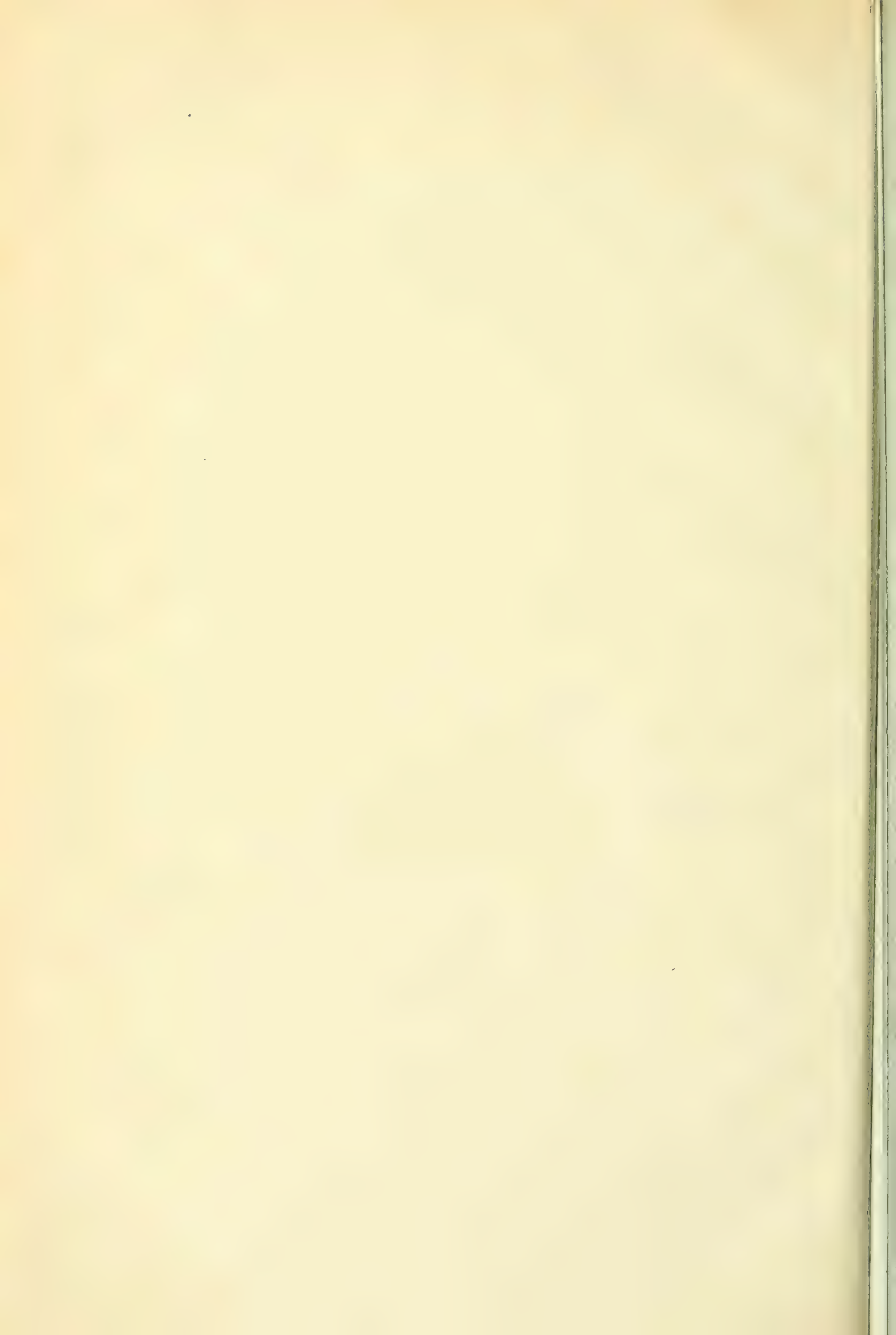
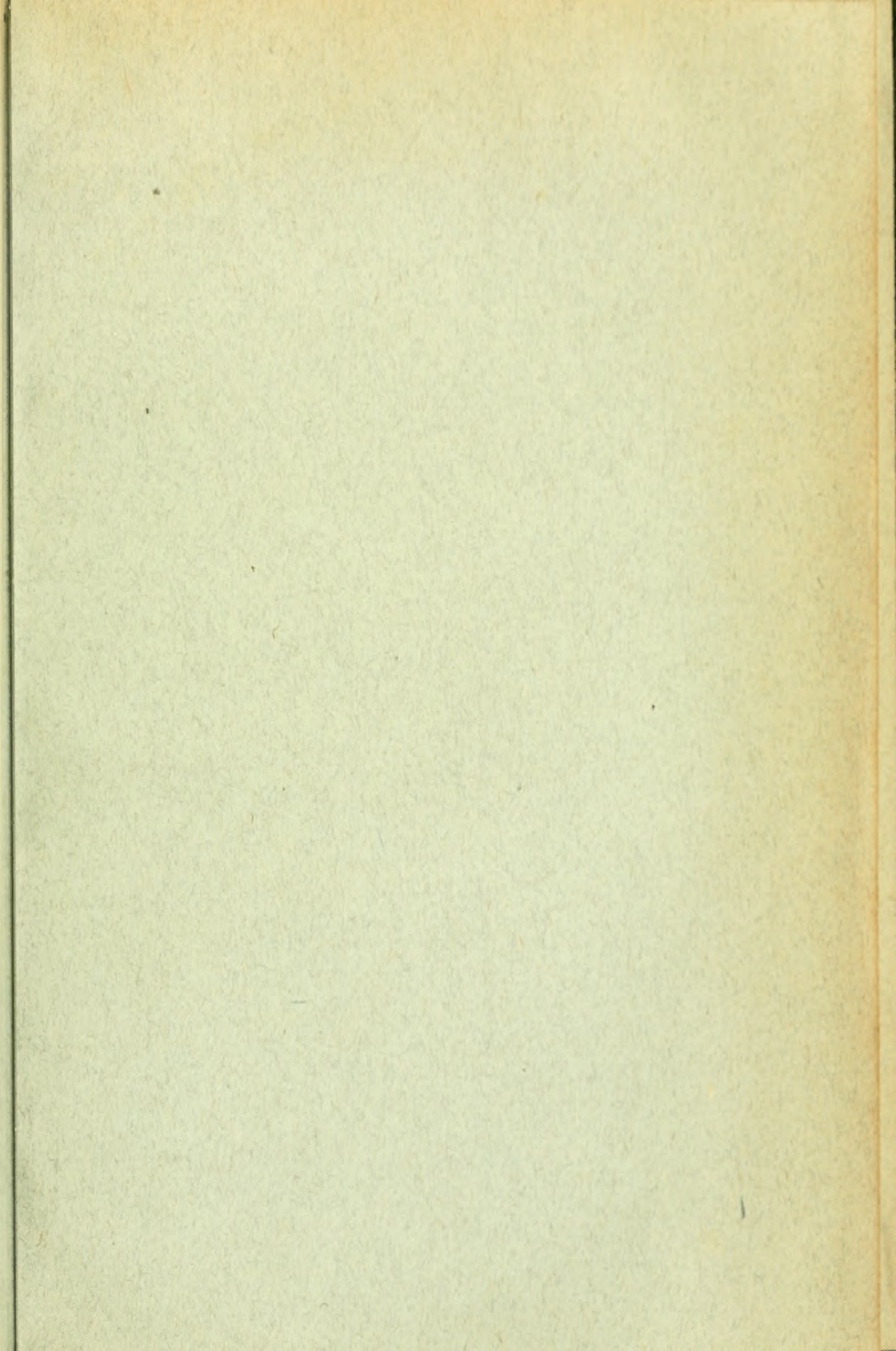


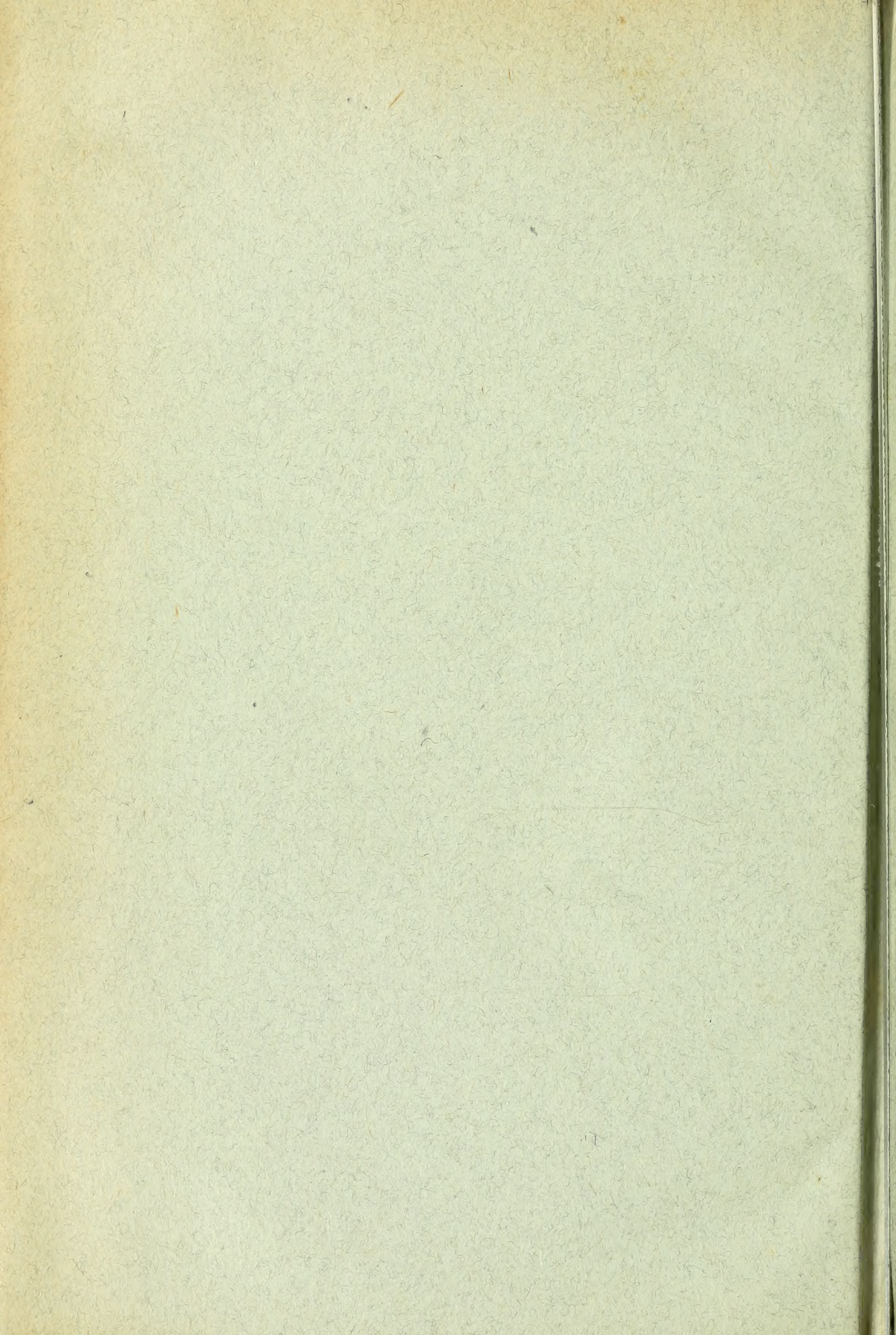
Fig. 2

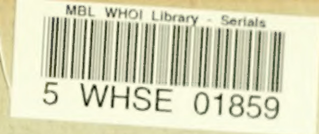











MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01859

